(AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.)

DIE METAMORPHOSE DER FREILEBENDEN SÜSSWASSER-COPEPODEN

I. DIE NAUPLIEN UND DAS ERSTE COPEPODIDSTADIUM

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
EINER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

VORGELEGT

VON

WALTHER DIETRICH
AUS LEIPZIG

MIT 19 ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1915

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Chun und Pfeffer.

Leipzig, den 7. Mai 1914. Der Procancellar: Kirchner.

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie.« CXIII. Bd., Heft 2

MEINEN GUTEN ELTERN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546828_0069

Die Metamorphose der freilebenden Süßwasser-Copepoden.

I. Die Nauplien und das erste Copepodidstadium.

Von

Walther Dietrich.

(Leipzig.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 19 Figuren im Text

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 253
A. Material und Methode 255
B. Literatur 258
II. Die Metamorphose 263
1. Charakteristik der Unterordnungen und der Familien in ihrer Entwicklung 263
A. Gymnoplea 264
Fam. Centropagidae (Diaptomus vulgaris Schmeil) 264
B. Podoplea 268
a) Fam. Cyclopidae (Cyclops strenuus Fischer) 268
b) Fam. Harpacticidae (Canthocamptus staphylinus Jurine) 272
2. Bestimmungsmerkmale der Nauplien 276
3. Tabellen der morphologischen Entwicklung 276
4. Vergleichende Besprechung der Stadien 277
A. Die Orthonauplien 277
B. Die Metanauplien 291
a—d) Erstes bis viertes Metanaupliusstadium 291
C. Das erste Copepodidstadium 294
5. Die Entwicklung der einzelnen Gliedmaßen und der Furca . . 295
A. Praeorale Gliedmaßen 295
Die erste Antenne (Antennula) 295
B. Postorale Gliedmaßen 297
a) Die zweite Antenne 297
b) Die Mandibel 300

Seite
c) Die erste Maxille 302
d) Die zweite Maxille 304
C. Rumpfgliedmaßen 305
a) Der Maxillarfuß 305
b) Die Schwimmfüße 306
D. Furca 306
III. Biologische Beobachtungen und allgemeine Folgerungen 307
Begründung und Auswertung des Entwicklungsunterschiedes der Gymnopleen und Podopleen 307
Die Bewegung der Copepoden 310
Die Nahrungsaufnahme der Copepoden 313
Die Witterung der Nahrung (Theorie einer mechanischen Schwarmbildung) 314
Die Nahrung der Copepoden 316
Der Gang der Entwicklung. Dauereibildung 318
IV. Zusammenfassung der Hauptergebnisse 320
Literaturverzeichnis 320
Bemerkungen zu den Abbildungen 324

I. Einleitung.

Kammerer hat kürzlich[1] das spitze Wort des »Problemverderbens« geprägt. Er meint damit die Erscheinung, daß irgend jemand ein Problem anfängt zu bearbeiten, einige Resultate bekommt, sie veröffentlicht, am weiteren Verfolg aber durch äußere Umstände verhindert wird: die Arbeit ist Torso, ist über die vorläufige Mitteilung nicht hinausgediehen, aber trotzdem wagt kein anderer sich daran; denn die besten Resultate sind weggenommen, die Fragestellung ist nicht mehr original. Die Arbeit bleibt also liegen auf Jahre hinaus.

Ähnlich, wenn auch aus anderen Ursachen, ist es der Bearbeitung der Metamorphose der Copepoden ergangen. Carl Claus hat sie bearbeitet, großzügig, er hat das Wichtigste, Wesentliche erkannt, aber das genaue Studium, das tatsächliche Verfolgen jeder einzelnen Gliedmaße im Gang der Entwicklung läßt er vermissen. Er hat die Entwicklung der Copepoden studiert, nicht aber die der Diaptomiden, Cyclopiden und Harpacticiden. Unter dem Eindruck seines Namens, seiner Autorität hat niemand in vier Jahrzehnten, bis 1906, wovon allerdings drei noch in Claus' Lebzeit fallen, gewagt,

[1] Pansymbiose, Die Naturwissenschaften. I. Jahrg. Heft 50 v. 12. Dezember 1913.

die Copepodenentwicklung systematisch zu erforschen. So konnte Oberg (1906) in seiner für die postembryonale Entwicklung der marinen Copepoden grundlegenden Arbeit: »Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht« schreiben: ». . . aber selbst von diesen Süßwasser-Copepoden war nicht einmal die Zahl der durchlaufenen Naupliusstadien mit Sicherheit bekannt und unter wirklich genauem Eingehen auf jede Extremität waren diese Vorgänge noch bei keinem behandelt . . .«

Wie sehr dieser Satz zu Recht besteht, zeigt am besten die 1907 erschienene Arbeit von Klintz, in der im ganzen nur 7 Stadien einschließlich des geschlechtsreifen Tieres angenommen werden, und zwar entfallen auf das Nauplius- bzw. Metanaupliusstadium zwei, auf die Copepodidstadien fünf Formen. Klintz behauptet also, sechs Häutungen erfolgten; dem steht die Aussage von Maupas (1892) über die Metamorphose des Harpacticiden *Belisarius viguieri* gegenüber: ». . . . Le développement larvaire se divise en six stades naupliens et six stades cyclopoides y compris l'état exulte. Il y a donc onze mues, dont six naupliennes et cinq cyclopoides. J'ai constaté une évolution identique chez le *Canthocamptus staphylinus*.«

Giesbrecht (1898) nahm nur fünf Naupliusstadien an; neuerdings (1913) im »Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere« schreibt er der Naupliusperiode, wahrscheinlich unter dem Eindruck der Obergschen Abhandlung, sechs Stadien zu, zwei Nauplien und vier Metanauplien.

Aus all diesen Andeutungen erhellt, daß eine Untersuchung der Metamorphose der Süßwassercopepoden, namentlich der so gut wie überhaupt nicht beachteten Harpacticiden sehr vonnöten war, zumal da eine Menge spezieller Arbeiten über Copepoden (Chromosomenverhältnisse, Keimbahnen) von V. Haecker und seinen Schülern geliefert sind.

Aber noch ein anderer Grund bestimmt mich zur Inangriffnahme dieser Frage: ein hydrobiologisches Interesse[1]. Wenn man irgendeine Faunenliste oder auch quantitative Studien über irgendwelches Gewässer durchsieht, so stößt man sicher auf das große Sammelkonto Nauplien, und es heißt schon recht viel, wenn der betreffende Autor sich die Mühe genommen hat, die Copepodide auseinander zu halten

[1] Das Verständnis für Hydrobiologie in mir geweckt zu haben, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Richard Woltereck. Seine Vorlesungen, Übungen und Besprechungen boten Anregungen in reichem Maße. Aus ihnen heraus ist diese Arbeit entstanden.

als Diaptomuslarven oder junge Cyclopen. Auch hier muß Wandel geschaffen werden durch unterscheidende Kenntnis der Nauplien. Denn um die Fortpflanzungsperioden der Copepoden zu ermitteln, kann man nicht allein auf das Maximum der eisacktragenden Weibchen Rücksicht nehmen, man muß sie auch aus der Zahl der Nauplien zuweilen schließen, wenn es sich um dauereibildende Formen handelt, wie *Diaptomus vulgaris*, *D. castor* nach Wolf (1903), *Diaptomus laciniatus*, *D. denticornis* nach Haecker (1901), *Diaptomus gracilis* nach Brehm, *Diaptomus salinus*, *D. wierzejskii* nach eigenen Befunden, *Heterocope saliens* nach Kessler (1913).

A. Material und Methode.

Als Material für die Untersuchung wurde naturgemäß in erster Linie das genommen, was die Leipziger Gegend bot. Von den drei Familien der Süßwassercopepoden, Centropagiden von den Gymnopleen, Cyclopiden und Harpacticiden von den Podopleen, wurde je ein Vertreter genau behandelt, natürlich unter Seitenblicken auf nahestehende Formen. Von den Centropagiden ist eingehend untersucht worden *Diaptomus vulgaris* Schmeil, von den Cyclopiden *Cyclops strenuus* Fischer und endlich von den Harpacticiden *Canthocamptus staphylinus* Jurine.

Nebenher sind beobachtet worden, namentlich zur Kontrolle der Familienunterschiede, hauptsächlich letzte Metanauplien von *Diaptomus castor* Jurine, *D. salinus* Daday, *D. wierzejskii* Richard, *D. gracilis* Sars, *D. denticornis* Wierzejski. Von den Cyclopiden wurden zum Vergleich herangezogen *Cyclops leuckarti* Claus, *C. bicuspidatus* Claus, *C. viridis* Jurine, *C. serrulatus* Fischer und von Harpacticiden *Canthocamptus northumbricus* Brady.

Dieses Material wurde, wie bereits erwähnt, zum allergrößten Teil aus Leipzigs näherer und weiterer Umgebung herbeigeschafft. So lieferten das Freilandbecken im Garten des Leipziger Zoologischen Institutes *Diaptomus vulgaris*, *Cyclops strenuus* und *C. viridis*, der größere Albertparkteich *Diaptomus gracilis*, von Cyclopiden: *Cylops strenuus*, *C. serrulatus*, *C. bicuspidatus* und *Canthocamptus staphylinus*. Die Teiche in Lauer beherbergten *Diaptomus castor*, ferner *Cyclops strenuus*, *C. viridis*, *C. bicuspidatus* und *C. serrulatus*, außerdem *Canthocamptus staphylinus* und *C. northumbricus*.

Ehe ich mich den Fängen aus weiterer Umgebung Leipzigs zuwende, möchte ich außer einigen Lehmstichen und Altwässern der Elster und Pleiße noch eines Ortes Erwähnung tun, der mir *Diap-*

tomus wierzejskii Richard lieferte. Diesen Centropagiden hat in Deutschland bisher nur Schmeil in der Umgebung von Halle a. S. gefunden. Meine Fundstelle ist eine kleine, etwa 100 qm große, höchstens 1 m tiefe Wasserfläche in einem Lehmloch an der Straße zum Bahnhof von Zuckelhausen bei Leipzig. Da das Gelände rings etwa 2—3 m höher liegt, so liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß der Tümpel den Grund einer Bauplatzausschachtung bedeckt, allenfalls einer Lehmgrube. Über das biologische Verhalten des *Diaptomus* sei auf den dritten Teil dieser Arbeit verwiesen.

Endlich seien noch die Fänge aus der weiteren Umgebung Leipzigs genannt, zuerst die der Rohrbacher Teiche. Sie ergaben für mich *Diaptomus vulgaris*, *D. castor* (Großteich), *D. gracilis* (Mittelteich) und Cyclopiden. Dasselbe Material lieferten die Wermsdorfer Teiche: *D. vulgaris* (Doktorteich, Häuschenteich), *D. gracilis* (Kirchenteich, Zeisigteich, Horstsee) und Cyclopiden. *Diaptomus salinus*, *Cyclops leuckarti* und *C. strenuus* erhielt ich aus dem Mansfelder See außer aus einigen eigenen Fängen durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. V. Colditz. Mein Freund Hans-Adam Stolte überließ mir aus seinen Naidenfängen die nebenbei erbeuteten Copepoden. So erhielt ich durch ihn aus einem kleinen Bache von Dorna im Muldentale bei Grimma i. S. *Canthocamptus crassus* Sars, der sich aber leider als zur Kultur ungeeignet erwies.

Die Untersuchung der Tiere erfolgte an totem wie an lebendem Material, zum Teil auch an abgeworfenen Häuten. Dies letztere allerdings nur bei Podopleen; bei Gymnopleen ist die Chitinhaut zu fein, als daß sie unversehrt erhalten bliebe.

Die besten Resultate gab mir das lebende Objekt, nachdem es mir gelungen war, durch einige Kunstgriffe die Tiere festzuhalten. Cyclopiden- und Harpacticidennauplien habe ich ohne besondere Behandlung unter das Mikroskop gebracht. Mit einer sehr fein und sehr lang ausgezogenen Pipette wird der Nauplius aus dem Zuchtglas mit sehr wenig Wasser auf einen nicht hohlgeschliffenen Objektträger gebracht; darüber kommt ein mit Plastilinafüßchen versehenes Deckglas, so daß der Tropfen nur die Mitte des Deckglases netzt. Dann sieht man den Nauplius in dem Tröpfchen hin- und herschießen. Mit dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung beobachtend, drückt man mit dem Finger, besser als mit Nadeln, die vier Füßchen gleichmäßig nieder, bis das Deckglas den Nauplius eben, meist an der Mundkappe, berührt. Der Nauplius wird dann unter heftigen Schlägen um diesen Berührungspunkt rotieren, gibt das aber sehr bald, wohl infolge Sauer-

stoffmangels und physischer Erlahmung auf. Ist der Druck noch nicht groß genug, um das Tierchen zu fixieren, so genügt meist die Deckglasdurchbiegung unter dem Einfluß der capillaren Kräfte bez. des Luftdruckes, wenn man vorsichtig mit nur wenigen Fasern eines Stück Fließpapieres ein wenig Wasser absaugt. Liegt der Nauplius noch nicht günstig — meist muß er auf dem Rücken liegen — so muß man ihn vor dem Festlegen »rollen«. Dies gelingt sehr gut bei Cyclopiden mit ihrem beinahe kreisrunden Querschnitt. Bei den dorsoventral fast zu einer Scheibe abgeplatteten Harpacticiden hat das Drehen Schwierigkeit, meist gelingt es durch ein Lüften des Deckglases.

Bei den Centropagiden ist diese Methode ziemlich ausgeschlossen. Denn die Nauplien sind lateral stark komprimiert, und die lange erste Antenne, die das geschlechtsreife Tier in Rückenlage erhält, ist eben noch nicht vorhanden. So ist es bei den Nauplien ziemlich hoffnungslos, sie auf dem Rückenfirst zu balancieren und mit der Mundkappe einzuklemmen, wenigstens bei lebenden Exemplaren. Hier müssen künstliche Mittel angewandt werden: entweder Verdickung des Mediums durch Zusatz von Quittenschleim oder Betäubung der Tiere. Ich habe das letztere meist angewandt, und zwar mit Cocain und Chloralhydrat. Cocain hat sich aber wenig geeignet erwiesen: die Tiere platzten, sobald man nicht äußerst verdünnte Lösungen verwandte, in denen aber die Betäubung erst nach einer Stunde und später eintrat.

Auch ein Absaugen des cocainhaltigen Wassers nach der Betäubung und ein Ersetzen durch frisches Wasser ließen das Opakwerden und Platzen nicht verhindern. Um so mehr aber kann ich das Chloralhydrat empfehlen. Hier trat ein Quellen und Zersprengen des Chitinpanzers überhaupt nicht ein und ein Opakwerden und Absterben nur bei zu konzentrierten Lösungen. Ich habe Verdünnungen von etwa 1 : 10 000 verwandt, nach dem Betäuben das Wasser ersetzt und mit dieser Methode sehr gute Erfolge gehabt.

Die Präparate wurden über Nacht in einer »feuchten Kammer« kühl aufbewahrt, eventuell unter Zusetzen eines Tropfen Wassers, so daß es mir gelang, dasselbe Tier unter dem Deckglase etwa 3 bis 4 Tage lebend zu erhalten, ja sogar Häutungen vollziehen zu lassen.

Ein Übelstand ist es bei dieser Art Präparate, daß das Wasser unter dem Deckglas verdunstet und infolgedessen der Deckglasdruck steigt und das Tier zerquetscht. Eine gewisse Fertigkeit, im richtigen Augenblicke die richtige Menge Wasser an die richtige Stelle, den Rand des Deckglases zu bringen, so, daß sie nicht mit dem in-

nern Tropfen zusammenfließt, bringt die Übung mit sich. Ich habe mir auch zuweilen dadurch geholfen, daß ich einen Vaselinerand um das Gläschen legte. Es ist dann zwar mißlich, das Wasser zu ersetzen, aber oft genügen doch die wenigen Stunden, die das Tier unverändert bleibt, zur Beobachtung.

Die Tiere für meine Untersuchungen habe ich ex ovo gezüchtet. Nauplien, aus der Freiheit in Gläser gebracht, sterben rasch ab; nur im Winter bei rund 0° habe ich sie längere Zeit erhalten können. Zur Zucht des *Diaptomus* und *Cyclops* verwandte ich in der Hauptsache kleine runde Gläser von etwa 4 cm Durchmesser und 8 cm Höhe mit etwa 75 ccm Wasser gefüllt, für *Canthocamptus* bedeutend kleinere mit ungefähr 20—25 ccm Inhalt.

Nach längeren vergeblichen Zuchtversuchen gelang es mir doch, wenigstens einige Formen zu ziehen. Als erfolgreich für Züchtung erwiesen sich *Diaptomus vulgaris* und *D. wierzejskii*, *Cyclops strenuus* und *C. viridis* und *Canthocamptus staphylinus*.

Meine Kulturen setzte ich auf zweierlei Weise an: einmal brachte ich eisacktragende Weibchen in das Glas, ließ sie ablegen und fing sie danach heraus, zum andern präparierte ich die Eiballen unter dem Mikroskop, bald aber selbst bei dem kleinen *Canthocamptus* unbewaffneten Auges mit Schweinsborsten und zugeschliffenen Insektennadeln ab und legte die Eiersäcke — oft zu einem Dutzend — in die Zuchtgläser. Mit dieser Methode hatte ich sehr viel Erfolg, im Gegensatz zu Klintz (1907); denn mindestens 90% dieser so abgetrennten Eiballen entwickelten sich weiter. Auch die Quantität der erhaltenen Nauplien war größer, denn die Alten fressen die Jungen auf, namentlich bei den Cyclopiden.

Als Futter gab ich auf Agar-Agar rein gezüchtete einzellige Algen, Chlorella, die mir Herr Prof. Dr. Woltereck freundlich überließ. Diese Chlorellen wurden von allen drei Familien, auch von den Alten, gefressen, wie der Darminhalt und das Absterben bei Weglassung dieses Futters zeigte.

Von Einfluß auf das Gedeihen der Kulturen war das verwendete Wasser; Leitungswasser ließ die Tiere eingehen; ich nahm daher altes, klares Aquariumwasser, das durch chemische Filter oder Müllergaze Nr. 25 filtriert wurde.

B. Literatur.

Der erste, der einen *Cyclops* abbildet und gleichzeitig über die Zusammengehörigkeit von *Cyclops* und *Nauplius* Bescheid weiß, ist

Antonius von Leeuwenhoek (1719, 1699), (Opera omnia Tom. III. 1719). Ob ihm zur Abbildung des Embryo wirklich ein *Nauplius* vorgelegen hat, wird bestritten und will ich nicht entscheiden. Nur möchte ich eine Vermutung meinerseits zur Diskussion stellen, daß es sich nämlich um einen Embryo einer Hydrarachnoide handeln könne. Mir selbst sind in einigen Kulturen solche Tierchen begegnet. Daß Leeuwenhoek tatsächlich den Zusammenhang zwischen *Nauplius* und Hüpferling gekannt hat, geht aus dem Text hervor. Er beobachtet das Schlüpfen der Nauplien aus den Eiballen und sieht, daß am andern Tage die Mütter alle Embryonen gefressen haben; in einem Kontrollversuch tötet er nach der Eiablage die Mutter und erhält die Nauplien am Leben, ja sogar aus den Eisäckchen toter Weibchen zieht er Larven.

Karl Degeer (1783) ist der nächste, der sich wissenschaftlich mit Copepoden befaßt. Er bildet völlig eindeutig Nauplien als Embryonen von Copepoden (*Monoculus*) ab. Der eine *Nauplius* steht etwa auf der Höhe der Abbildungen von Jurine (1820). In einem Bild gibt Degeer ganz deutlich die Gestalt eines verendeten Tieres mit schlaff herabhängenden Mundgliedmaßen und dem im Tode so typisch in Kugeln koagulierten Eiweiß. Und in der dritten Figur endlich reproduziert er einen *Nauplius*, der im Begriff steht, sich zu häuten, dabei aber eingegangen ist. Das sind die Befunde, die sich aus seinen Zeichnungen ergeben und die für die Treue seiner Beobachtungen beredt Zeugnis ablegen. Daß er diese Abnormitäten falsch deutete, nicht als solche erkannte, haben wir kein Recht ihm zum Vorwurf zu machen.

Die Kenntnis, daß der *Nauplius* das Jugendstadium von *Monoculus* (= *Cyclops*) sei, ging verloren.

1785, also nur wenige Jahre nach Degeers »Mémoires pour servir à l'histoire des insectes« (Stockholm 1778, deutsch 1783) erschien die für die weitere wissenschaftliche Betrachtung der freilebenden Copepoden grundlegende Arbeit »Entomostraca seu Insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit Otho Fridericus Müller«. In der Kenntnis der Entwicklung der Copepoden bedeutet sie einen Rückschritt. Die Nauplien erscheinen als besondere Genera: *Nauplius* und *Amymone;* von *Nauplius* unterscheidet Müller zwei Formen: *N. bracteatus* und *saltatorius*. Nach den Abbildungen zu urteilen ist *N. bracteatus* der *Nauplius* eines *Canthocamptus*, *N. saltatorius* der eines Cyclopiden. Von *Amymone* kennt er gar sechs Species: *A. Satyra*, *Silene*, *Maenas*, *Fauna*, *Baccha*

und *Thyas*. Von diesen würde wohl *A. Satyra* (vielleicht auch *A. Fauna*) der *Nauplius* eines Cyclopiden sein, die anderen, bestimmt *A. Baccha*, die Larven von Harpacticiden. Weiter zu gehen und die einzelnen Formen ganz bestimmten *Cyclops*-Arten als Jugendstadien zuzuschreiben, wie es Gerstaecker in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches (1866—1879) tut, geht meines Erachtens nicht an. Dazu sind es der Arten zu viele und unserer Kenntnisse zu wenige; außerdem genügen die Bilder gar nicht eingehenderen Vergleichen; auch insofern bedeuten sie einen Rückschritt im Vergleich mit Degeer.

Gegen die Aufstellung der Genera *Nauplius* und *Amymone* wendet sich bereits 1797 Louis Jurine, der die Arbeiten von Degeer kennt. 1820 erscheint sein bekanntes Werk: »Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève«. Außer trefflichen Beobachtungen über die Biologie der Copepoden enthält es Angaben über ihre Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Die Metamorphose wird von Jurine erkannt, er weiß, daß jedes Stadium von dem vorhergehenden durch eine Häutung getrennt ist. Aber eine vollständige Entwicklungsreihe kann er auch nicht geben. Seine Befunde erläutert er durch sehr gute Zeichnungen.

Von den deutschen Forschern hat Heinrich Rathke (1833) zuerst wieder die Nauplien als Jugendform der Copepoden gezeichnet. Er ist imstande, die von Jurine einfach »Beine« genannten Mundgliedmaßen als Maxillen und Mandibeln zu analysieren. Seine Bilder der Jugendformen von *Cyclops quadricornis* (zwei Nauplien, zwei Copepodide) bedeuten keinen Fortschritt gegen Jurine, im Gegenteil, die Segmentierung der einzelnen Glieder hat Rathke nicht gesehen. Wollte man versuchen, das Alter der Tiere zu bestimmen, so wären sie etwa als 1. und 4. Nauplius, 1. und 3. Copepodid zu bezeichnen.

Bald danach (1835) bildet Koch ebenfalls einen Nauplius ab von *Glaucea hyalina*, einer Form, die etwa unserem *Diaptomus gracilis* entspricht.

An diese Arbeiten schließen sich die zahlreichen Untersuchungen des Altmeisters Carl Claus in den Jahren 1857—1893 an. Seine beiden Hauptarbeiten sind: »Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden, 1858« und »Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeers, 1863«.

Claus bildet darin sehr gut einzelne Nauplien verschiedener Copepoden ab, und zwar sind es nach unseren heutigen Kenntnissen

Orthonauplius von	*Cyclops coronatus* Claus = *C. fuscus* Jur.
	C. serrulatus Fisch.
	C. canthocarpoides = *C. phaleratus* Koch.
	Canthocamptus staphylinus Jur.
	Cyclopsine castor = *Diaptomus castor* Jur.
1. Metanauplius von	*Cyclops gigas* Claus = *C. viridis* Jur.
	C. tenuicornis Claus
	Dactylopus Stroemii (marin. Calanide)
2. Metanauplius von	*Cyclops tenuicornis* Claus
3. Metanauplius von	*Cyclops* spec.
	C. serrulatus Fisch.
	Canthocamptus staphylinus Jur.
	zweier mar. Calaniden (*Ichthyophorba*?).

Man sieht, es ist nicht einmal aus den verschiedenen Arten eine Entwicklungsreihe vollständig aufzustellen.

Mit den Untersuchungen Claus' setzen die modernen Arbeiten ein. Er hat im Prinzip alles gesehen, was den Früheren entgangen war und entgehen mußte aus technischen Gründen. So haben Jurine und Rathke sich darauf beschränkt, die drei Mundgliedmaßen, allenfalls noch die Maxillen, anzugeben, und eine Einordnung ihrer Bilder nach unserer heutigen Gruppierung ist nur nach der Zahl der Segmente möglich. Bei Claus ist es anders. Wenn seine Angaben im einzelnen auch manche Unrichtigkeiten aufweisen, so bieten sie doch im großen und ganzen eine brauchbare Grundlage. Ihm kam es ja nicht auf das Verfolgen aller Einzelheiten an, sondern auf die Tatsache, daß der Nauplius nach einer gewissen Zahl von Häutungen den Sprung zum Copepodiden macht, und schließlich, wieder nach einer gewissen Zahl von Häutungen, ins geschlechtsreife Tier übergeht. Diese Copepodidstadien hat Claus eingehend untersucht, namentlich in bezug auf die Entwicklung der ersten Antennen, so daß bei einer neuen Untersuchung spezielle Probleme gestellt werden müssen: Fragen nach Verwandtschaft einzelner Arten bzw. Gruppen, wie in jüngster Zeit Brehm (1913) angedeutet hat.

Im Jahre 1877 bringt eine neue Arbeit wieder einen Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose der Copepoden: P. P. C. Hoeks Beitrag »Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryologie der freilebenden Copepoden« erscheint. Wenn er auch in der

Hauptsache die Entwicklung im Ei behandelt, so bringt er doch zwei Bilder von Nauplien: den eben geschlüpften Nauplius von *Cyclops brevicaudatus* Claus und den zweiten Nauplius (»nach einmaliger Häutung«) von *Canthocamptus staphylinus*.

Wieder vergehen einige Jahre, bis die nächste Abhandlung zur Entwicklung der Copepoden erscheint: Carl Grobben (1881), »Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir (= *Calanus finmarchicus* Gunnar)«. Auch ihm ist die Zahl der Nauplien unbekannt: »In der Weiterentwicklung erleidet der Nauplius eine Anzahl von Häutungen, deren Zahl ich nicht genau anzugeben vermag«, lautet der einleitende Satz zur »freien Metamorphose des Nauplius« (1881, S. 17). Er bildet etwa das erste, zweite, vierte und fünfte Nauplius- und das erste Copepodidstadium ab, soweit die Figuren überhaupt ein Erkennen gestatten.

1882 ergreift Rehberg zur Embryonalentwicklung von Cyclopiden das Wort, und zwar scheint er die Jugendformen einer Anzahl von Arten gekannt zu haben, aber er veröffentlicht darüber so gut wie nichts. Am meisten interessiert ihn das erste Copepodidstadium. Hier will er auf Grund gleicher Entwicklung der ersten Antennen (Zerfall in gleiche Zahl von Gliedern) die mehr oder minder große Verwandtschaft einzelner Copepoden untereinander feststellen. So sollen *Cyclops fimbriatus* Fischer, *C. Poppei* Rehberg (nach Schmeil [1892, S. 168] = *Cyclops fimbriatus* var. *Poppei* Rehberg) und *C. phaleratus* Koch in ihren Entwicklungsstadien vollständig übereinstimmen. Andere sollen eine gemeinsame Entwicklung haben, aber auf verschiedenen Stadien gewissermaßen stehen geblieben sein. »*C. albidus* (Jur.) und *C. fuscus* (Jur.) sind bis zur letzten Häutung in ihren embryonalen Stadien nicht zu unterscheiden und zeigen erst nach der Häutung die charakteristischen Merkmale, ohne daß dieselben einen Übergang der einen Art in die andere in irgendeiner Weise erkennen ließen.«

Wieder mit marinen Copepoden befaßt sich der nächste Autor, Eugène Canu: »Les Copépodes du Boulonnais«. 1892. Er bringt die Metamorphose einer großen Zahl mariner Copepoden, ohne aber auf die genaue, vergleichende Untersuchung der Gliedmaßen der einzelnen Stadien einzugehen.

Im selben Jahre wie Canu gab Maupas über die Entwicklung des Süßwasserharpacticiden *Belisarius viguieri* an, daß sie aus zwölf Stadien bestehe, das erwachsene Tier mitgerechnet, und ebenso verlaufe die Entwicklung von *Canthocamptus staphylinus*. Irgendwelche

nähere Angaben oder Zeichnungen bleibt jedoch Maupas schuldig. Durch Bilder belegte Angaben gibt Al. Mrázek (1894). Er zeichnet einen älteren (vierten?) Nauplius von dem blinden Harpacticiden *Epactophanes richardi* Mrázek.

Im Jahre darauf veröffentlicht W. Giesbrecht in seinen »Mitteilungen über Copepoden« einige Bilder vom vorletzten und letzten Nauplius von *Rhincalanus nasutus* Giesbr., um die Ansicht Claus' zu widerlegen, daß die Maxillipeden von *Diaptomus*, *Cyclops*, *Canthocamptus* aus einer Anlage hervorgehen.

Dann tritt wieder eine Pause von etwa 10 Jahren ein. 1906 läßt Max Oberg seine Untersuchungen über: »Die Metamorphose der Planktoncopepoden der Kieler Bucht« erscheinen. Er bringt für eine Anzahl mariner Copepoden vollständige Entwicklungsreihen: sechs Naupliusstadien, sechs Copepodide, einschließlich des geschlechtsreifen Tieres. Sein Material brachte es mit sich, daß er fast ausschließlich Gymnopleen behandelt.

Und wenn ich endlich noch die Abhandlung von J. H. Klintz (1907) erwähne, deren Ergebnis in dem Satze ausgedrückt wird: »Die normale postembryonale Entwicklung von *Cyclops* verläuft in sechs Häutungen, nach der sechsten Häutung sind die Tiere geschlechtsreif« (S. 134), so glaube ich die Berechtigung der folgenden Untersuchungen dargetan zu haben, trotz Klintz' Versicherung (S. 128): »Die nachembryonale Entwicklung verhält sich genau nach den in Bronns Tierreich von Claus gemachten Angaben.«

II. Die Metamorphose.

1. Charakteristik der Unterordnungen und der Familien in ihrer Entwicklung[1].

Die Entwicklung der beiden Unterordnungen *Gymnoplea* und *Podoplea* läuft natürlich parallel, ist aber doch auch wesentlich von-

[1] Im folgenden halte ich mich vornehmlich an die Bezeichnungen von Giesbrecht im »Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere«, in zweiter Linie an die Obergsche Nomenklatur. So schreibe ich mit Giesbrecht Copepodid statt Copepodit (Oberg), denn es soll doch eben betont werden, daß die Larven bereits dem erwachsenen Copepoden ähnlich sind. Ferner bezeichne ich die verschiedenen Lobi mit Giesbrecht als Endite und Exite; auch die Formen das Exopodit, das Endopodit übernehme ich von Giesbrecht. Und für Coxo- und Basipodit scheinen mir die Namen Coxale und Basale entsprechender zu sein; denn man kann die beiden Endäste wohl als Füße bezeichnen, nicht aber die Extremitätenstielglieder.

einander verschieden. Der Hauptunterschied ist die Tatsache, daß die *Gymnoplea* zwei Orthonauplien und vier Metanauplien, zusammen also sechs Nauplien haben, während die *Podoplea* nur fünf Naupliusstadien aufweisen, und zwar einen Orthonauplius und ebenfalls vier Metanauplien. Hierbei nenne ich Orthonauplius den Nauplius im ursprünglichen Sinne: das Stadium mit drei Mundgliedmaßen. Da als Metanauplien in der Literatur bald die älteren Nauplien, bald die Copepodide bezeichnet werden, so definiere ich hiermit Metanauplius als Nauplius mit mindestens vier Gliedmaßen und schlage vor, beide Formen als Nauplien zu benennen, wie es Oberg tut. Die Zahl der Copepodidstadien ist für beide Unterordnungen identisch, sechs, einschließlich des geschlechtsreifen Tieres.

A. Gymnoplea.

Wenn man den Verlauf der Entwicklung der Gymnopleen kurz charakterisieren will, so kann man sagen: die Entwicklungsintensität ist über alle Stadien gleichmäßig verteilt. Es treten nach allen Häutungen neue Segmente auf, oft auch neue Gliedmaßen, oder doch es werden die angelegten Gliedmaßen weiter entwickelt. Dies Verhalten zeigen auch noch die Copepodide. Die Metamorphose ist demnach nicht so sprunghaft.

Fam. Centropagidae.

(Diaptomus vulgaris Schmeil.)

Fig. 1—7.

Diaptomus vulgaris steht als Glied der Familie der *Centropagidae* von den von Oberg untersuchten Arten dem *Centropages hamatus* Lilljeb. am nächsten, ohne ihm natürlich ganz zu gleichen; denn es sind ja verschiedene Subfamilien, denen beide Spezies untergeordnet sind.

Der Nauplius von *Diaptomus* besitzt eine schlanke, elliptische, seitlich zusammengedrückte Gestalt im Gegensatz zu dem der Cyclopiden, deren Nauplius, wie wir sehen werden, annähernd birnenförmig gestaltet ist, von Harpacticiden ganz zu schweigen. Das Verhältnis von Körperlänge zu Breite — diese gleich 1 gesetzt — steigt beim Durchlaufen der Naupliusstadien von 1,74 zu 1 auf 2,59 zu 1 (vgl. Tab. I).

Das Kopfschild tritt stark zurück im Vergleich zu der Entwicklung bei den Podopleen. Ein weiteres Merkmal der Centropagidennauplien — ich kann das allgemein für die Gymnopleen überhaupt

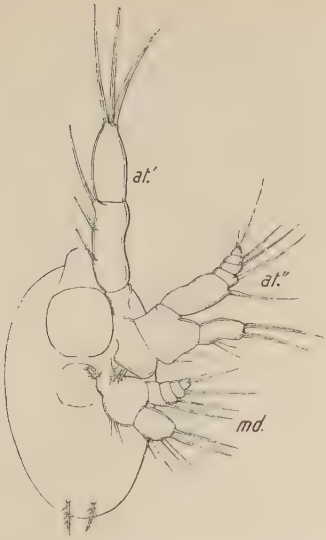

Fig. 1.[1]

Diaptomus vulgaris, 1. Orthonauplius.

[1] Die Erklärung der den Figuren angeschriebenen Buchstaben befindet sich am Schlusse der Abhandlung S. 324.

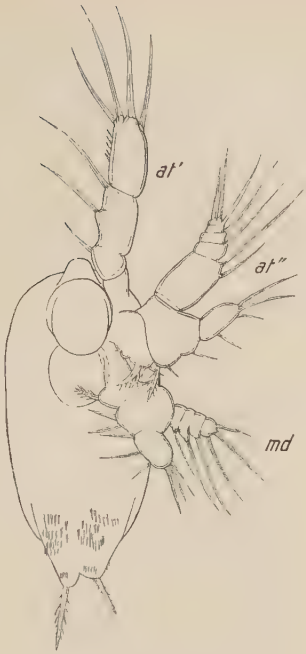

Fig. 2.

Diaptomus vulgaris, 2. Orthonauplius.

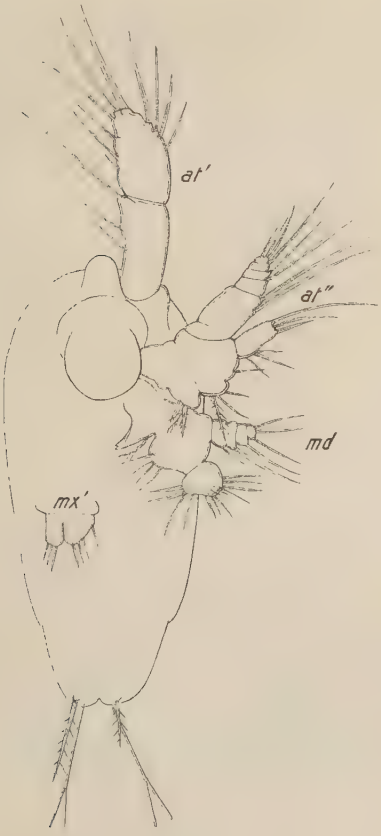

Fig. 4.

Diaptomus vulgaris, 2. Metanauplius.

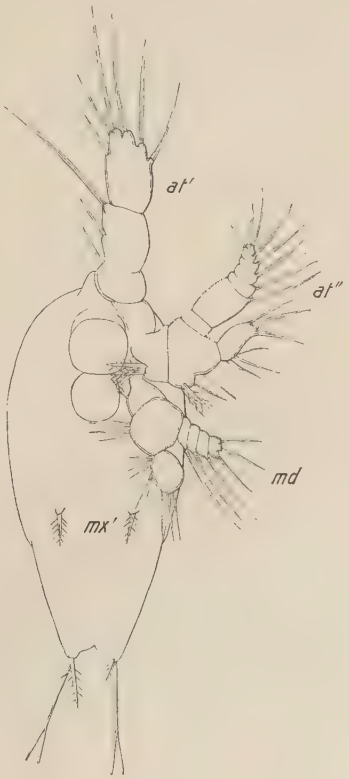

Fig. 3.

Diaptomus vulgaris, 1. Metanauplius.

unter Benutzung der Obergschen Resultate aussagen— ist die seitliche Kompression.

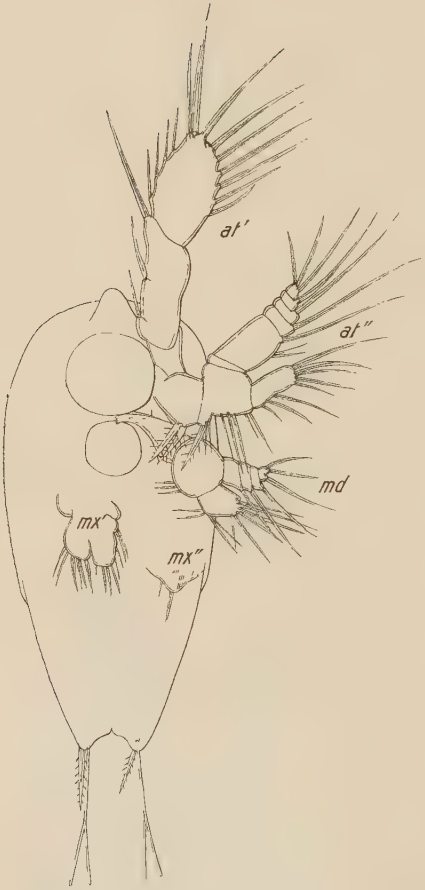

Fig. 5.
Diaptomus vulgaris, 3. Metanauplius.

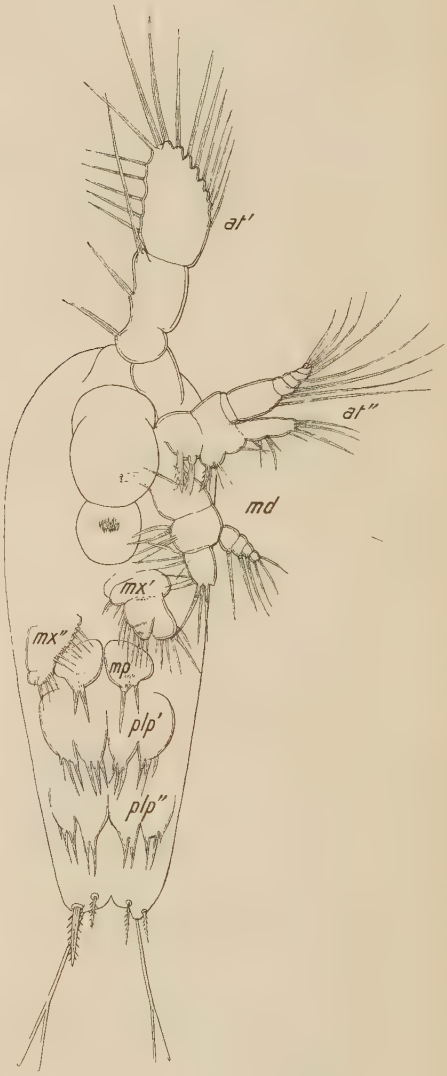

Fig. 6.
Diaptomus vulgaris, 4. Metanauplius.

Ebenso allgemein findet sich bei dieser Unterordnung die Vermehrung der großen Fiederborsten des Endgliedes der ersten Antenne mit steigendem Alter über die Zahl 4 hinaus, meist bis auf 10 und 12. Dies dürfte das Zeichen für die Hydrobiologen sein, an dem sie die

beliebte Rubrik »Nauplien« zerlegen können. Denselben Dienst, aber schwieriger, zum mindesten unbequemer, würde das Merkmal leisten, das Oberg zur Bestimmung seiner Nauplien angibt: die Form der Lade am Endopoditen der Mandibel. Diese Lade ist bei allen drei Familien, man kann wohl sagen, prinzipiell verschieden gestaltet: die Podopleen tragen einen »daumenförmigen Fortsatz« (Oberg), der

Fig. 7.

Diaptomus vulgaris, 1. Copepodid.

bei Harpacticiden und Cyclopiden wieder wesentlich verschieden ist. Die Gymnopleen kennen ihn nicht; bei ihnen setzen die Borsten direkt in einem schwachen Wulst an das Glied an. Charakteristisch für die Gymnopleen ist der reiche Zerfall des Exopoditen der zweiten Antenne in sechs bis sieben Ringe.

Dann sei noch ein Befund angeführt, für den ich kein Analogon in der Literatur kenne und den ich nur für *Diaptomus* behaupten kann, daß nämlich die Metanauplien in der Furca jederseits einen zweigespaltenen Sinneskolben tragen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Furcalbewehrung Verschiedenheiten zeigt; aber diese sind nicht als Familiencharakteristica brauchbar, sondern nur als Gattungsmerkmale, wahrscheinlich sogar nur als Artdifferenzen. Die Furcalbewehrung ist den marinen Formen gegenüber recht schwach entwickelt; sie besteht anfänglich aus zwei säbelartig gekrümmten, schwachen Haken, die im Laufe der Entwicklung unsymmetrisch werden. Bei *Diaptomus vulgaris* ist diese Ungleichheit relativ gering, stärker bei den mehr planktonisch lebenden Formen, z. B. *Diaptomus gracilis*, der auch als Nauplius ein höchst eleganter und rascher Schwimmer ist. Wie die Bedeutung dieser starren Borste im Sinne Wolterecks (1913) zu finden ist, folgt unten.

B. Podoplea.

Will man das Prinzip der Metamorphose der Podopleen angeben, so muß man sagen, es besteht in einer möglichsten Konzentration der Entwicklung. Dies drückt sich einmal darin aus, daß ein Stadium unterdrückt ist, bzw. zwei Stadien zusammengezogen sind zu einem, und zum andern darin, daß die Nauplien untereinander wenig verschieden sind außer durch ihre Größe (die Segmente werden demnach regelmäßig angelegt). Gliedmaßen werden kaum neugebildet, und wenn doch, so entwickeln sie sich langsam; nur der erste Copepodid weist starke Verschiedenheiten gegen den vorhergehenden Nauplius auf. Hier entstehen Extremitäten aus ganz geringen Anlagen auf einmal beinahe in definitiver Gestalt. Mit diesem Verhalten wird die Entwicklung noch einmal konzentriert, indem die Copepodidstufen gewissermaßen ausgeschaltet werden, oder doch vorweggenommen, ähnlich, wie der erste Podopleennauplius die Eigenschaften der beiden ersten Nauplien der Gymnopleen in sich vereinigt.

a) Fam. Cyclopidae.

(Cyclops strenuus Fischer.)

Fig. 8—13.

Die Cyclopidennauplien sind diejenigen Nauplien, die man am häufigsten beim Fangen in kleineren Gewässern erbeutet. Sie sind fast auf den ersten Blick durch ihren gedrungenen, starken Bau zu erkennen.

Die Form des Nauplius ist etwa die einer Birne, oval, auf dem ersten Stadium noch am ehesten einer Kugel angenähert. Die Streckung in die Länge erfolgt recht langsam, sie steigt von 1,56 im ersten auf 1,90 im letzten Naupliusstadium, immer die Breite als Einheit genommen. Eine Segmentierung ist kaum zu sehen, auch bei den älteren Larven nicht. Die Anlagen der Gliedmaßen nach der ersten

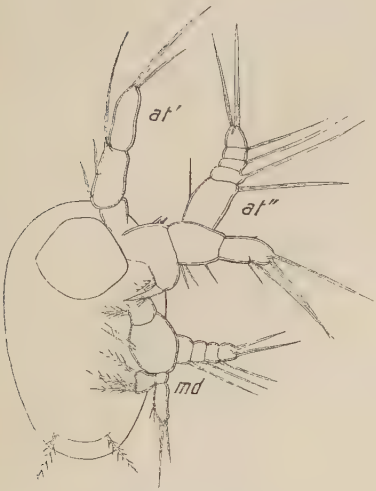

Fig. 8.
Cyclops strenuus, Orthonauplius.

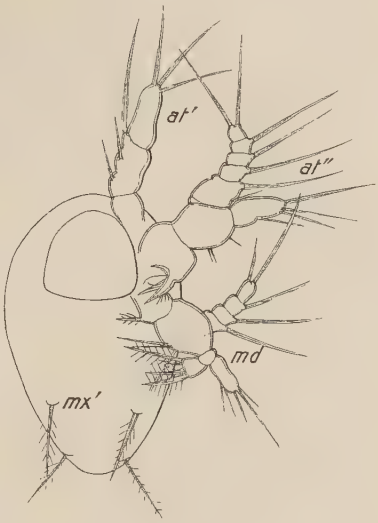

Fig. 9.
Cyclops strenuus, 1. Metanauplius.

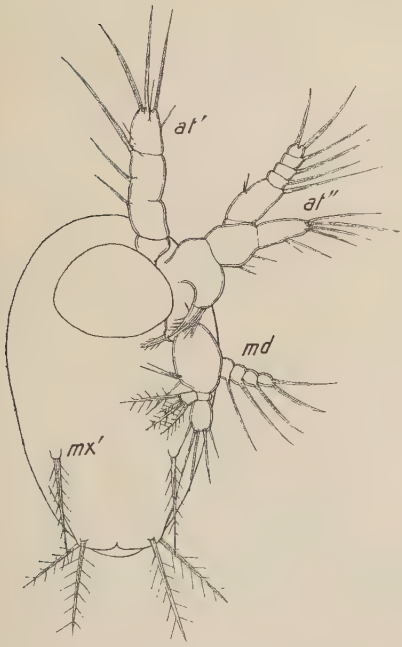

Fig. 10.
Cyclops strenuus, 2. Metanauplius.

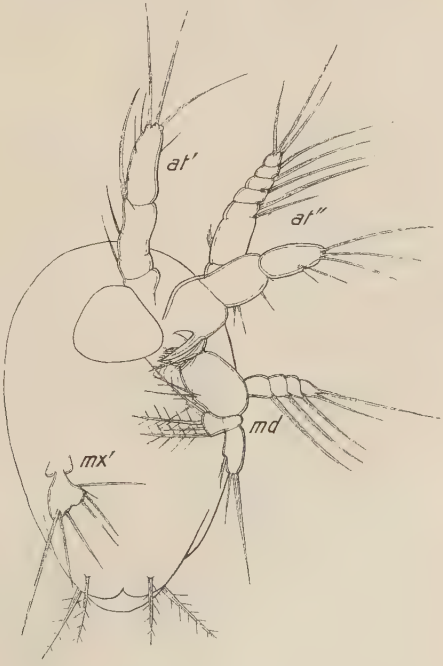

Fig. 11.
Cyclops strenuus, 3. Metanauplius.

Maxille erfolgen sehr spät und sehr spärlich, so daß die einzelnen Nauplien voneinander nur um wenig verschieden sind, außer durch ihre Größe, obwohl ein Stadium weniger vorhanden ist als bei *Diaptomus*.

Ferner sehen wir die erste Maxille bereits nach der ersten Häutung angelegt, bei den Gymnopleen erst nach der zweiten. Diesen

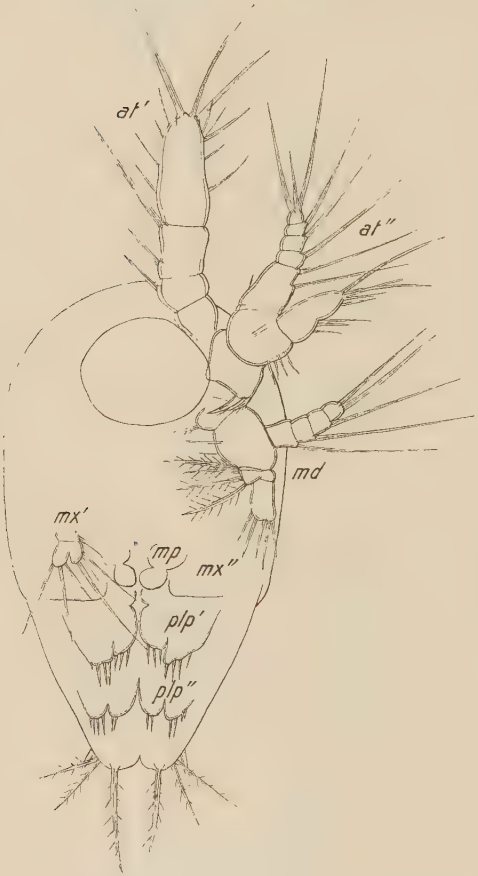

Fig. 12.
Cyclops strenuus, 4. Metanauplius.

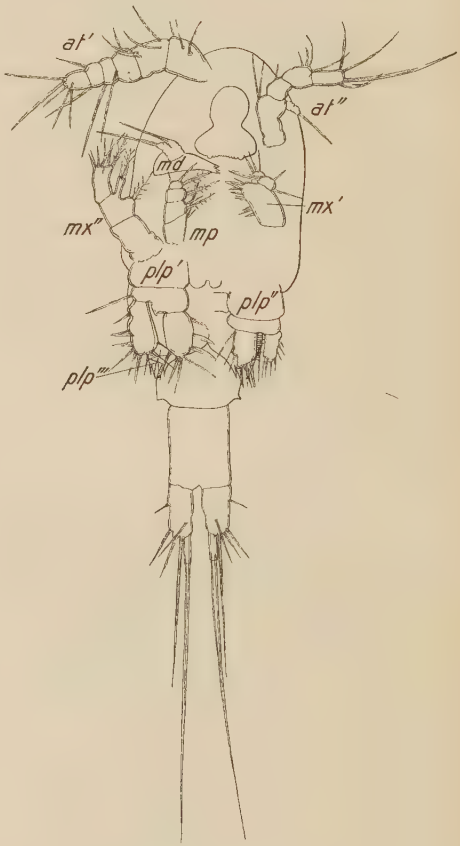

Fig. 13.
Cyclops strenuus, 1. Copepodid.

Befund erhielt Oberg auch bei seinem Cyclopiden *Oithona similis* Claus. Es erscheinen also die Extreme, wie gesagt, gewissermaßen auf den Anfang und das Ende konzentriert. Wie weit dies für die einzelnen Organe gilt, wird bei der Besprechung der Entwicklung der einzelnen Gliedmaßen erörtert werden.

Die Furcalbewaffnung ist bei den Arten recht variabel; hier hat

wohl später die Aufstellung der Speziescharaktere einzusetzen. Allgemein sei nur gesagt, daß im fünften Stadium die fünf Borsten auftreten, die dann auch der Copepodid trägt.

Die Podien sind gegen die Diaptomusgliedmaßen ziemlich verschieden gebaut. Die erste Antenne behält am Ende des distalen Gliedes konstant drei Borsten, die ganze Antenne bleibt kurz; eine so ausgesprochen ruderblattähnliche Ausbildung, wie sie bei *Diaptomus* und den übrigen Centropagiden und Calaniden statthat, erfolgt nicht. Haltung und Gebrauch sind allerdings gleich. Bei der zweiten, der eigentlichen Ruderantenne, sind im Exopoditen die beiden ersten Glieder verschmolzen.

Die Mandibel ist für die Cyclopiden äußerst charakteristisch durch die Ausbildung der Lade des Endopoditen. Dieses Endopodit hat sich vom Glied erhoben, ist selbständig beweglich geworden und trägt anfänglich drei, dann vier ganz charakteristisch geformte, starke, mit kräftigen Fiedern besetzte Kauhaken, die säbelklingenartig, leicht gekrümmt nach innen ragen.

Die zweite Maxille und der Maxillarfuß sind noch auf dem letzten Stadium kaum als Wülste angedeutet; aber auch von den drei Schwimmfußpaaren haben sich nur zwei flossenartig entwickelt, von dem dritten ist keine Spur zu sehen.

Die Umbildung der Gliedmaßen beim »Sprung« vom letzten Metanauplius zum ersten Copepodiden verläuft wesentlich anders als bei den Gymnopleen. Bei den Cyclopiden findet teilweise eine ganz enorme Rudimentation einzelner Glieder bis zur beinahe endgültigen Gestalt statt; so verschwindet das Exopodit der zweiten Antenne fast völlig, ebenso das der Mandibel. Anderseits entstehen zweite Maxille und Maxillarfuß in fast vollständig definitiver Form, wie aus dem Nichts.

Dadurch zeigt *Cyclops* als Copepodid ein Aussehen, das viel mehr an das Bild des Adulten mahnt, als dies bei *Diaptomus* der Fall ist. Nur die erste Antenne und die Pleopodien erfahren beim Durchlaufen der Copepodidstadien noch weitgehende Veränderungen; aber selbst die Furca ist fast fertig; nur die erste Borste wird im zweiten Copepodidstadium ergänzt.

Alles in allem läßt dies ein Zusammendrängen der Entwicklung erkennen. Dies hat in einem Spezialfalle bei *Oithona similis* auch Oberg gesehen, und ich kann diesen Abschnitt mit seinen Worten schließen: »Die Metamorphose ist durch die Geringfügigkeit der Veränderungen während der Naupliuszeit und das ganz plötzliche Auf-

treten aller Copepoditen-Eigentümlichkeiten bei der kritischen Häutung eine völlig sprunghafte.«

b) Fam. Harpacticidae.

(Canthocamptus staphylinus Jurine.)

Fig. 14—19.

Die Nauplien der Canthocamptiden sind sofort kenntlich durch die mächtige Ausbildung des ungefähr kreisrunden Kopfschildes, unter dem die Gliedmaßen fast völlig verschwinden und nur die sehr langen Borsten des Exopoditen der Mandibel und des letzten Gliedes der ersten Antenne hervorragen.

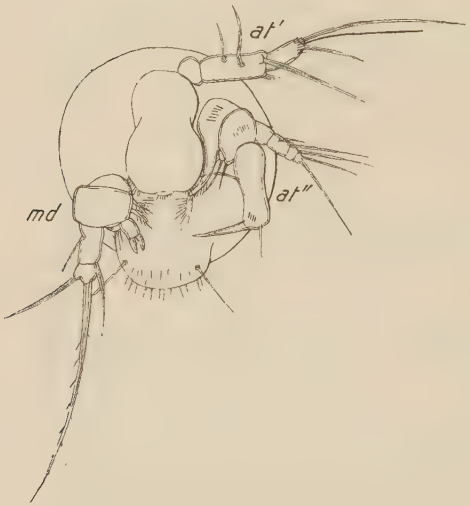

Fig. 14.
Canthocamptus staphylinus, Orthonauplius.

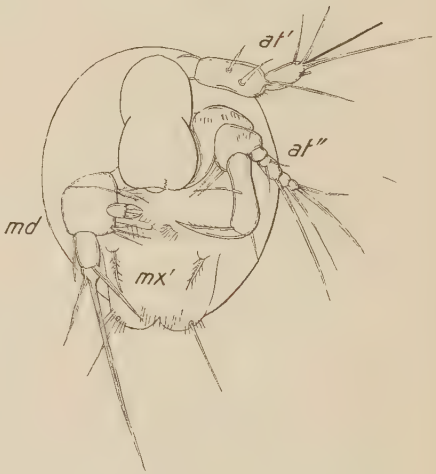

Fig. 15.
Canthocamptus staphylinus, 1. Metanauplius.

Der Nauplius ist sehr kurz, beinahe so breit als lang (1,05 : 1); von einer Gliederung ist kaum etwas zu bemerken. Das Kopfschild ist, wie eben erwähnt, fast kreisrund; dadurch erscheint der Nauplius beinahe scheibenförmig, denn er ist stark dorsoventral abgeplattet, mindestens doppelt so breit als hoch. Infolgedessen ist es unmöglich, ihn unter dem Deckglas in Seitenlage zu betrachten.

Die Ausbildung der Furca erfolgt ziemlich früh. Auf Stadium IV ist sie vollendet, bei der Metamorphose bleiben die Borsten alle unter teilweiser starker Streckung erhalten. Die Asymmetrie, die bei der mittelsten Furcalborste auftritt, ist individuell, betrifft bald die linke, bald die rechte Seite. Bei demselben Tier, soweit sie nicht ausgeglichen

wird in den Häutungen, bleibt die Asymmetrie natürlich gleichsinnig, stets links oder stets rechts, erhalten.

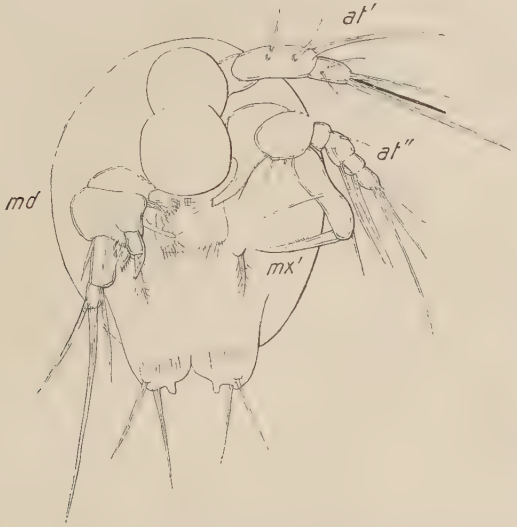

Fig. 16. *Canthocamptus staphylinus*, 2. Metanauplius.

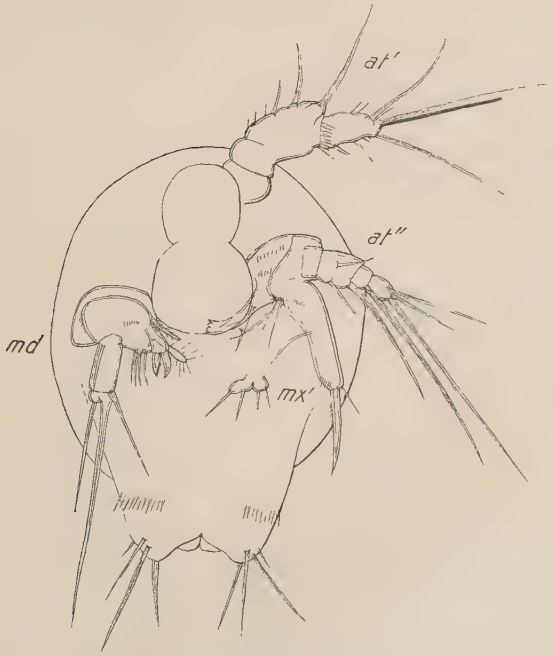

Fig. 17. *Canthocamptus staphylinus*, 3. Metanauplius.

Die Gliedmaßen haben alle gegenüber den beiden andern Familien, den Diaptomiden hauptsächlich, ihre Eigentümlichkeiten. Die ersten Antennen gleichen denen der Cyclopiden in der Art ihrer Endbewehrung: drei Anhänge in allen Stadien. Davon ist bereits im ersten Nauplius der eine ein feines Sinneshaar (in Fig. 14—19 schwarz

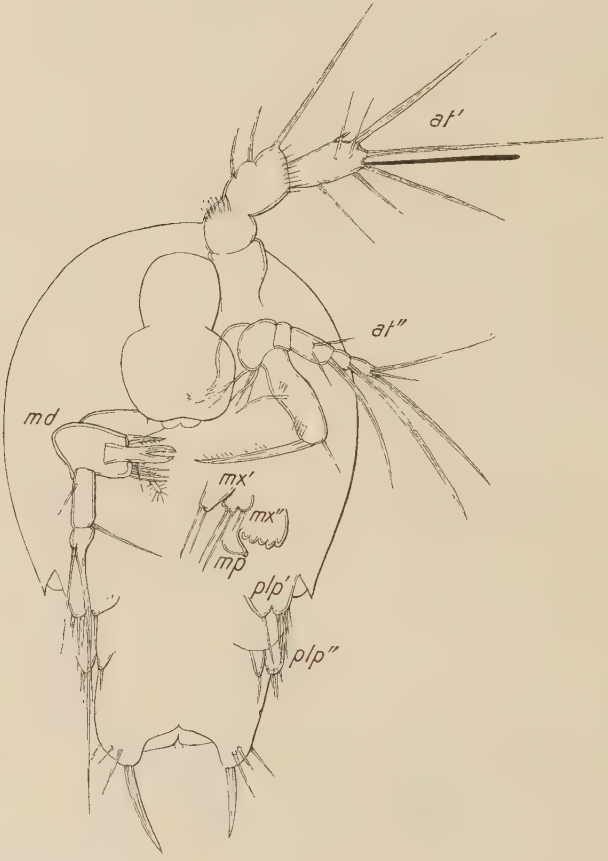

Fig. 18.

Canthocamptus staphylinus, 4. Metanauplius.

gezeichnet); dieses wird zu dem Sinneskolben am letzten Gliede der ersten Antenne des erwachsenen Tieres, der zweite Sinneskolben an der Ecke des vierten Gliedes erscheint im ersten Copepodidstadium zwischen der mittleren und distalen Borste des Schaftes.

Ein Merkmal mehr physiologischer Natur für die Harpacticiden-

nauplien besteht in der Rückziehbarkeit der ersten Antenne in ihrer Längsachse, so daß sie völlig unter dem Kopfschild verschwindet.

Die Besonderheit der zweiten Antenne ist die überaus starke Entwicklung der Endborste des Endopoditen. Sie ist eine breite, spitz ausgezogene Klinge, die sich wie ein Taschenmesser über 90° einschlagen läßt. Dörnchen auf der Innenseite erhöhen die Wehrbarkeit des Organs. Das Exopodit besteht, anders wie bei *Cyclops*, aus vier Gliedern.

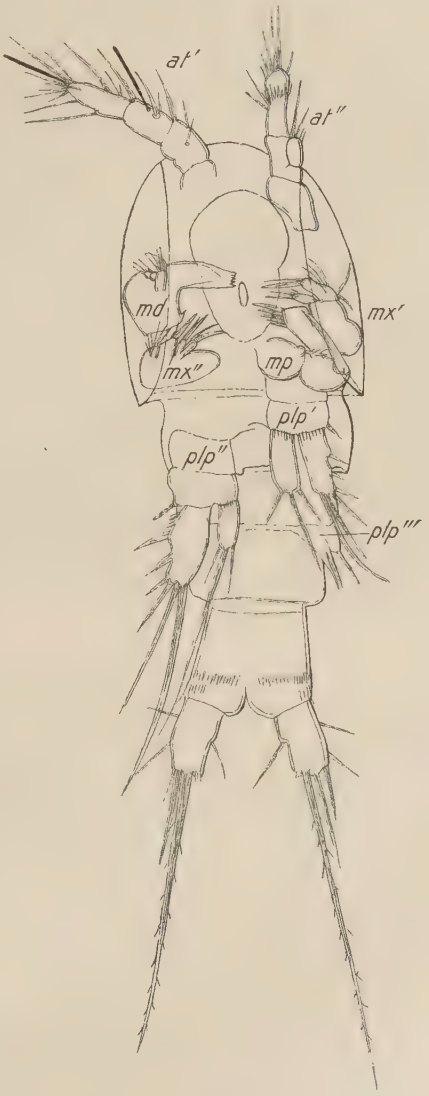

Fig. 19.
Canthocamptus staphylinus, 1. Copepodit.

Ganz charakteristisch ist die Mandibel gestaltet. Das Endit des Endopoditen, das bei *Cyclops* so mächtige Kauborsten trägt, fehlt völlig; dafür ist das ganze Endopodit umgemodelt zu einer Zange. Die beiden Endborsten sind recht starke, kurze und breite Messer geworden, beborstet und in ihrer Ansatzstelle beweglich wie eine Zange.

Die erste Maxille tritt bereits im zweiten Naupliusstadium auf. Die zweite Maxille und der Maxilliped erscheinen am letzten Nauplius als gewulstete Höcker, um dann im ersten Copepodidstadium beinahe fertig aufzutreten. Auch hier läßt sich ähnlich, wie bei den andern Podopleen, den Cyclopiden, die Zusammendrängung der Entwicklung bemerken.

Fassen wir die Charakteristika der Nauplien der drei Familien zusammen, so ergeben sich folgende

2. Bestimmungsmerkmale.

Gymnoplea.

Diaptomidae.

Körper schlank, lateral zusammengedrückt, segmentiert. Erste Antenne mit drei bis elf Fiederborsten an dem breiten distalen Glied. Exopodit der zweiten Antenne 6—7gliedrig. Endopodit der Mandibel ohne abgesetztes Endit. Alle Metanauplien an der Furca mit zweigespaltenem, dorsalen Sinneshaar.

Podoplea.

Körper gedrungen, nicht seitlich komprimiert, undeutlich segmentiert. Erste Antenne am Endglied nur mit drei großen Fiederborsten.

Cyclopidae.

Körper oval, im Querschnitt rund. Erste Antenne schlank, ohne Sinneshaar am Ende. Endopodit der Mandibel mit deutlich abgesetzter, beweglicher Lade, mit drei bis vier sehr kräftigen, bedornten Kauhaken. Endopodit der zweiten Antenne eingliedrig mit zwei Endborsten. Von den Borsten der Endglieder der ersten Antenne, des Exopodit der zweiten Antenne und des Exopoditen der Mandibel ist keine im Vergleich mit den andern besonders lang.

Harpacticidae.

Körper rund, dorsoventral stark abgeplattet, erste Antenne kurz gedrungen, zwischen den Endborsten ein feines Sinneshaar, Antennen rückziehbar in den Körper. Endopodit der Mandibel eingliedrig, Endborsten zu einer Zange umgebildet. Endopodit der zweiten Antenne eingliedrig, mit zwei Endborsten, von denen die innere zu einer weit einklappbaren Messerklinge sich gestaltet hat. Endborsten der ersten Antenne, der Exopodite der zweiten Antenne und Mandibel ungleich entwickelt, die eine besonders lang; namentlich die des Mandibelexopoditen sehr viel ($2^1/_2$—3mal) länger als der ganze Außenast, so daß sie weit über den Körper hinausragt.

3. Tabellen der morphologischen Entwicklung.

Die Tabellen sind in ihrer Anlage von Oberg übernommen, hin und wieder ist etwas verändert. Seine Einteilung ist die naturgemäß gegebene: eine Betrachtung sämtlicher Gliedmaßen unter Auflösung in ihre Bestandteile. Durch das im wesentlichen gleiche Schema sind auch die Resultate der Obergschen Untersuchung mit meinen direkt im einzelnen vergleichbar.

Die Tabellen haben zerlegt werden müssen, und zwar gehört die zweite Hälfte (B) jedesmal direkt unter die erste (A). So ist es erreicht worden, daß ein Glied durch die ganze Entwicklungsreihe verfolgt werden kann; der Bau eines Stadiums ist allerdings nicht ohne weiteres übersehbar.

Die Tabellen folgen so aufeinander:

Diaptomus vulgaris	Tab.	I A (obere Hälfte)	S. 278, 279,
	»	I B (untere Hälfte)	S. 280, 281,
Cyclops strenuus	»	II A (obere Hälfte)	S. 282, 283,
	»	II B (untere Hälfte)	S. 284, 285,
Canthocamptus staphylinus	»	III A (obere Hälfte)	S. 286, 287,
	»	III B (untere Hälfte)	S. 288, 289.

4. Vergleichende Besprechung der Stadien.

Die Zahl der Nauplien beträgt, wie oben gesagt, bei den Gymnopleen sechs, und ebenso groß ist die Zahl der Copepodide, wenn man das geschlechtsreife Tier darin einbegreift; dagegen besitzen die Podopleen nur fünf Nauplien und sechs Copepodide. Jedes Stadium geht aus dem vorhergehenden durch eine Häutung hervor, da nur so eine Vergrößerung des Chitinpanzers, und das sind doch neue Borsten, erfolgen kann.

A. Die Orthonauplien.

Fig. 1, 2, 8, 14 (S. 265, 269, 272).

In der Zahl der Orthonauplien oder Nauplien im engeren Sinne unterscheiden sich die beiden Unterordnungen: die *Gymnoplea* haben zwei Orthonaupliusstadien, die *Podoplea* nur eines.

Das erste Naupliusstadium ist bei allen drei Familien recht ähnlich gebaut, so ähnlich, daß es schwer fällt, *Cyclops* und *Diaptomus* ohne weiteres auseinanderzuhalten; *Canthocamptus* unterscheidet sich durch seinen gesamten Habitus.

Die Nauplien haben ungefähr die Größe und auch die Form des Eies behalten, dem sie entschlüpfen. Auch *Diaptomus* ist noch relativ rund gebaut, wenn auch seine spätere Schlankheit schon angedeutet ist.

Alle Orthonauplien besitzen nur drei Gliedmaßenpaare, die alle unter dem Kopfschilde liegen; ja der ganze Körper wird von diesem überdeckt, nur bei *Canthocamptus* ragt er eine Spur darüber hinaus.

Bei *Cyclops* und *Canthocamptus* ist der Körper gegen das Kopf-

Tabelle I A.

	Stadium	I. 1. Orthonauplius	II. 2. Orthonauplius	III. 1. Metanauplius
	Länge	0,157 mm	0,195 mm	0,236 mm
	Breite	0,090 mm	0,102 mm	0,110 mm
	Länge zu Breite (Breite = 1)	1,74	1,91	2,15
Körper	Allgemeines Aussehen	Elliptisch, lang gestreckt, die Gliedmaßen überragen das Kopfschild	wie Stad. I, der Körper tritt unter dem Kopfschild hervor	wie Stad. II, weiter in die Länge gestreckt.
Körper	Zahl der Segmente: überhaupt	3	4	5
Körper	Zahl der Segmente: unt. d. Kopfschild	3	3	4
Körper	Zahl der Segmente: frei	0	1	1
Körper	Zu welcher Extremität gehört das erste freie Segment?		Analsegment	Analsegment
Körper	Furcalbewehrung	eine kurze Borste jederseits	wie Stad. I, zwei Reihen Dornen	ein Paar Endborsten, dazu ein Paar zweigespaltene Sinneshaare
I. Antenne	Zahl der Abschnitte	3	3	3
I. Antenne	I. Abschnitt: Wirbel	kurz cylindrisch, unbewehrt	wie Stadium I	wie Stadium I
I. Antenne	II. Abschnitt: Schaft	3 Borsten, die distalste die stärkste	wie Stadium I, zwischen der	minder tiefe
I. Antenne	III. Abschn.: Blatt — Zahl der Borsten am Ventralrand	0	0	1
I. Antenne	III. Abschn.: Blatt — Zahl der Borsten am Dorsalrand	0	1	2
I. Antenne	III. Abschn.: Blatt — Zahl der Borsten am Ende	3	3	3
II. Antenne	Coxale	Lade mit schwachem Haken und Borste	Lade mit zwei kräftigen Kauhaken	wie Stadium II, aber noch stärker
II. Antenne	Basale	proximale Lade mit schwachem Haken, distale Lade eine Borste	proximale Lade ein kräftigen Haken und eine Borste, distale Lade eine Borste	proximale Lade ein Haken und zwei Borsten, distale Lade eine Borste
II. Antenne	Endopodit		Auf allen Stadien eingliedrig, Lade der Endborsten	
II. Antenne	Endopodit	2	3	3
II. Antenne	Exopodit	sechsgliedrig, Glied 2 das längste Glied, 2—5 mit je einer Fiederborste, letztes Glied mit zwei Endborsten	wie Stadium I	siebengliedrig, mit 3 Endborsten, im übrigen wie Stadium I
Mandibel	Coxale	Lade mit einer kräftigen Borste angedeutet	Lade deutlich mit kräftigen Kauhaken	wie Stadium II
Mandibel	Basale	Lade durch Vorwölbung mit zwei Borsten kenntlich	Lade mit zwei Borsten von stärkerer Gestalt	Lade mit vier schlanken Borsten

Diaptomus vulgaris.

V. 2. Metanauplius	V. 3. Metanauplius	VI. 4. Metanauplius	VII. 1. Copepodid
0,264 mm 0,121 mm 2,19	0,297 mm 0,130 mm 2,28	0,362 mm 0,140 mm 2,59	0,522 mm 0,167 mm 3,12
wie Stadium III.	wie Stadium IV	wie Stad. V, aber ganz auffälliges Langstrecken	Im Prinzip Diaptomusgestalt erreicht, im äußeren Habitus Anklang an Cyclops (kurze 1. Antenne, ungleich lang gefiederte Furca).
6	7	10	11
5	5	6	6
1	2	4	5
Analsegment	Maxilliped	1. Pleopod	1. Pleopod
wie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III, dazu ein Paar Endborsten	Die Borsten Nr. 2 und 4 werden übernommen, ebenso das Sinneshaar am Innenrand. Endborste Nr. 3 und ein Randdorn entstehen neu.
3	3	3	10
wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I, aber mit einer Borste
roximalen und mittleren Borste deutet eine mehr oder inschnürung den Zerfall in zwei Glieder an			zerfällt in die Glieder Nr. 2 und 3.
3	4	5	zerfällt in sieben Glieder über Borstenverteilung siehe S. 296.
4	6	8	
3	3	3	
wie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III, aber bereits schwächer	Lade völlig geschwunden
wie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III	Kauhaken schwindet. Die proximale Lade bleibt erhalten mit zwei Borsten, ebenso die distale, hat sich nicht zum Endopoditen abgegliedert.
urch eine Anzahl Borsten angedeutet, Zahl echselt, sie beträgt:			Das Glied bleibt als Endglied erhalten, die Zahl der Borsten nimmt zu.
3	5	4	
ie Stadium III, aber Glied 2 mit 3 Fiederborsten	wie Stadium IV	wie Stadium IV	Das Exopodit bleibt erhalten, ist sechsgliedrig, die Verschmelzungen der einzelnen Glieder sind andere.
ade als Kaulade mächtig entwickelt, mit Reibfläche, auf dem Rücken der Lade eine Borste	wie Stadium IV	wie Stadium IV	Etwa definitive Form, nur alles schwächer ausgebildet.
ie Stadium III	wie Stadium III	wie Stadium III, aber stärker beborstet	Die Form hat sich kaum geändert, da sie bereits der definitiven nahe kam.

Tabelle I B.

	Stadium	I. 1. Orthonauplius	II. 2. Orthonauplius	III. 1. Metanauplius
Mandibel	Endopodit	Eingliedrig, zwei Endborsten, Laden durch zahlreiche Borsten an der Innenseite ersetzt	Wie Stadium I, aber drei Endborsten	Wie Stadium II
	Exopodit	In gleicher Weise angelegt durch alle Stadien: drei Endborsten, wie		
I. Maxille	Coxale			Höcker mit einer gekrümmten Fiederborste
	Basale			
	Endopodit			
	Exopodit			
II. Maxille	Allgemeines Aussehen, Erkennbarkeit der späteren Teile			
Maxillarfuß	Allgemeines Aussehen			
I. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen			
	Endopodit			
	Exopodit			
II. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen			
	Endopodit			
	Exopodit			
Schwf. III.	Allgemeines Aussehen			

Diaptomus vulgaris.

IV. 2. Metanauplius	V. 3. Metanauplius	VI. 4. Metanauplius	VII. 1. Copepodid
Wie Stadium II	Wie Stadium II, Innenseite sehr reich bewehrt, vier Endborsten	Wie Stadium IV	Die Lade ist deutlich, trägt drei Borsten
viergliedrig mit je einer Fiederborste, das Endglied mit I. Stadium nur zwei.			unverändert
Als Wulst vorhanden (Protopodit)	Wie Stadium IV	Deutlich von einander geschieden. Basale mit Endit und Borsten	Die Extremität hat sich in ihrer Ausbildung der Gestalt des Erwachsenen angenähert, hat die volle Borstenzahl noch nicht erreicht, die Verteilung der Borsten auf die Endite (Lobi) ist erkennbar, dazu s. S. 303
Endo- und Exopodit deutlich geschieden, mit je 3 Endborsten, das Endopodit außerdem eine Lateralborste	Reicher bewehrt, einzelne Laden mit ihren Borsten erkennbar	Sehr reich bewehrt, namentlich auf der Innenseite	
	Höcker mit zwei Anhängen und kleine Dornen	Die Extremität hat ungefähr die Gestalt des 1. Copepodiden angenommen: ein flächenhaft entwickeltes Organ mit reicher Beborstung auf der Innenseite, die Einteilung der Lobi ist aber noch nicht zu sehen	Hat ungefähr die Gestalt des adulten Tieres angenommen
		Wulst mit zwei Anhängen	Hat ungefähr die Gestalt des adulten Tieres angenommen
		Flossenförmig, zweilappig Drei Spitzen (Zipfel) Drei Spitzen, zwei am Ende, eine am Außenrand	Zweiästig, Protopodit zweigliedrig Eingliedrig, zwei End-, eine Randborste Eingliedrig, drei End-, eine Innenrandborste, einen Außenranddorn
		Flossenförmig, zweilappig Zwei Spitzen Drei Spitzen, zwei am Ende, eine am Außenrand	Zweiästig, Protopodit zweigliedrig Drei Endborsten, eine Innenrandborste Vier Endborsten, zwei Außenranddorne
		Ein ganz schwacher Wulst	Wie Schwimmfuß II auf Stadium VI.

Tabelle II A.

	Stadium	I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Körper	Länge Breite Länge : Breite (Breite = 1)	0,167 mm 0,107 mm 1,56	0,213 mm 0,131 mm 1,76
	Allgemeine Gestalt	oval, schwach birnförmig, Querschnitt etwa kreisförmig	wie Stadium I
	Zahl der Segmente: überhaupt	4	5
	Zahl der Segmente: unter dem Kopfschild	4	5
	Zahl der Segmente: frei	0	0
	Zu welcher Extremität gehört das erste freie Segment?		
	Furcalbewehrung	beiderseits eine Borste	wie Stadium I
I. Antenne	Zahl der Abschnitte	3	3
	I. Abschnitt: Wirbel	kurz, cylindrisch, unbewehrt	wie Stadium I
	II. Abschnitt: Schaft	durch alle Stadien unverändert: etwas die stärkste, die kommende Zer	
	III. Abschnitt: Blatt — Zahl der Borsten am Ventralrand	0	0
	III. Abschnitt: Blatt — Zahl der Borsten am Dorsalrand	0	0
	III. Abschnitt: Blatt — Zahl der Borsten am Ende	2	3
II. Antenne	Coxale	Lade vorhanden, mit einem Kauhaken	Lade vorhanden, aber mit 2 Kauhaken.
	Basale	durch alle Stadien unverändert: einfache	
	Endopodit	eingliedrig, Lade durch eine starke u. eine schwache Borste angedeutet, zwei Endborsten	wie Stadium I, aber
	Exopodit	sechsgliedrig, jedes Glied außer dem ersten eine Borste, Endglied zwei, das zweite Glied das längste	wie Stadium I
Mandibel	Coxale	unverändert durch alle Stadien;	
	Basale	unverändert durch alle Stadien;	

Cyclops strenuus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
0,233 mm 0,129 mm 1,80	0,269 mm 0,147 mm 1,83	0,309 mm 0,165 mm 1,90	0.520 mm 0,201 mm 2,60
wie Stadium I	wie Stadium I Streckung in die Länge, Abdomen überragt das Kopfschild	wie Stadium IV	Im Prinzip die Gestalt des Erwachsenen, nur mit weniger Segmenten.
6	7	10	11
6	7	6	6
0	0	4	5
		1. Pleopod	1. Pleopod
ein laterales Borstenpaar legt sich an, dazu zwei schwache Dorsaldornen	wie Stadium III	wie Stadium IV, aber noch je eine Borste und ein Randdorn	Die Furca wird bis auf die innerste Borste, die erst im zweiten Copepodidstadium erscheint, definitiv. Im einzelnen s. S. 307.
3	3	3	6
wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I	Der Wirbel bleibt als erstes Glied erhalten, erhält drei Borsten.
komprimiert, mit drei Fiederborsten, von denen die distalste,			Der Schaft zerfällt in zwei Glieder, drei neue Borsten treten hinzu.
legung in Teilglieder durch Einschnürung oft angelegt			
2 ganz schwache 2 schwache 3	3 schwache, kurze 4 schwache 3	6 schwache 4 schwache 3	Das Blatt zerfällt in drei Glieder; über die Verteilung d. Borsten s. S. 297.
wie Stadium II	wie Stadium II, aber noch eine Borste	wie Stadium IV	Lade und Bewehrung schwinden vollständig.
proximale Lade eine Doppelborste, distale Lade eine Borste			Die Verwachsung mit dem ersten Glied des Endopoditen wird aufgegeben. Beide Laden durch Borsten angedeutet.
zu den zwei Endborsten ist noch eine Nebenborste getreten			dreigliedrig: das vom Basale freigewordene Glied und das ursprüngliche Endglied, das sich nochmals teilt; reiche Bewehrung.
siebengliedrig, doch das dritte Glied mit dem zweiten meist verschmolzen, sodaß das zweite zwei Fiederborsten trägt			fast vollkommene Reduction: ein runzliger Höcker mit einer Borste.
Lade mit einer gefiederten Borste			Coxale und Basale sind nicht von einander zu trennen; die Fiederborste der Coxallade schwindet; die Kaulade tritt ganz plötzlich in der Form des Erwachsenen auf.
proximale und distale Laden durch je eine starke und schwache Borste vertreten			

Tabelle II B.

	Stadium	I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Mandibel	Endopodit	zweigliedrig, das erste Glied mit stark Kauborsten mit starker Fiederung trägt; Endborsten	
	Exopodit	unverändert durch alle Stadien: vier	
I. Maxille	Coxale		Ein Höcker beiderseits mit je einer starken Fiederborste
	Basale		
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Maxille	Allgemeines Aussehen. Erkennbarkeit der späteren Teile		
Maxillarfuß	Allgemeines Aussehen		
I. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
III. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		

Cyclops strenuus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
entwickelter, beweglicher Lade, die drei, dann vier mächtige das zweite Glied mit zwei, bei den Metanauplien mit drei und zwei Innenborsten			stark reduziert; ein zweigeteilter, runzliger Höcker mit zwei Borsten ist der Rest.
Glieder mit je einer Fiederborste, das Endglied außerdem mit einer Endborste			völlig geschwunden.
wie Stadium II	Ein Wulst: Protopodit	wie Stadium IV, nur eine Borste auf der Innenseite ist aufgetreten	Die Extremität ist plötzlich in beinahe definitiver Form aufgetreten. Coxale und Basale sind nicht mehr abgesetzt. Die Coxallade wird durch drei Borsten angedeutet.
	Endo- und Exopodit sind schwach, aber doch deutlich durch eine Kerbe getrennt: drei Endborsten, zwei Lateralborsten	wie Stadium IV	Die stärkste Bewehrung zeigt der Lobus internus III.
		wie Stadium IV	Endo- und Exopodit sind durch je ein Glied repräsentiert mit drei bis vier Borsten. Ein Epipodialanhang fehlt.
		Ein Wulst ohne jeden Anhang	Unvermittelt in fast völlig definitiver Form aufgetreten.
		Ein Höcker	Ganz unvermittelt in endgültiger Gestalt gebildet.
		flossenförmig, zweilappig, Protopodit angedeutet	zweiästig mit je einem Glied, Protopodit zweigliedrig.
		zwei Endborsten, ein Randdorn	eingliedrig, aus den angelegten Borsten entstehen End- und Innenrandborsten.
		drei Endborsten, ein Randdorn	eingliedrig, aus den angelegten Borsten entstehen zwei End- und zwei Innenrandborsten.
		flossenförmig, zweilappig	wie beim I. Schwimmfuß.
		zwei Borsten	wie beim I. Schwimmfuß.
		drei Borsten	wie beim I. Schwimmfuß.
		nicht bemerkbar	wie Schwimmfuß II auf Stadium V.

Tabelle III A.

	Stadium		I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Körper	Länge Breite Länge : Breite (Breite = 1)		0,088 mm 0,084 mm 1,05	0,119 mm 0,112 mm 1,06
	Allgemeine Gestalt		fast kreisrund, stark dorsoventral abgeplattet, Rückenschild kreisrund, Körper darunter verborgen, bis auf eine geringe Spur	wie Stadium I
	Zahl der Segmente	überhaupt	4	5
		unter dem Kopfschild	4	5
		frei	0	0
	Zu welcher Extremität gehört das erste freie Segment?			
	Furcalbewehrung		jederseits eine kurze Borste	wie Stadium I, Furca schwach geteilt
I. Antenne	Zahl der Abschnitte		3	3
	I. Abschnitt: Wirbel		kurz, cylindrisch, unbewehrt	wie Stadium I
	II. Abschnitt: Schaft		Nicht komprimiert, wie bei Diaptomus. wachsen, alle stark	
	III. Abschnitt: Blatt	Zahl der Borsten am Ventralrand	0	0
		Dorsalrand	0	0
		Ende	zwei und ein Sinneshaar dazu	wie Stadium I, aber drei Borsten
II. Antenne	Coxale		mit wohlentwickelter Kaulade mit gezähnter Reibfläche	wie Stadium I, auf
	Basale		Unverändert durch alle Stadien: Die schwachen,	
	Endopodit		Unverändert durch alle Stadien: ein Sinnesborste vertreten. Zwei End ein	
	Exopodit		Unverändert durch alle Stadien: vier Endglied und das zweite	
Mandibel	Coxale		Unverändert durch alle Stadien:	
	Basale		Fast unverändert durch alle Stadien: bis vier	

Canthocamptus staphylinus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
0,135 mm 0,121 mm 1,12	0,157 mm 0,126 mm 1,33	0,233 mm 0,157 mm 1,48	0,303 mm 0,096 mm 3,15
rund oval, wie Stadium I. Körper ragt unter dem Rückenschild vor	Körper weiter verlängert, so daß Furca und After unter dem Schild völlig hervorsehen	oval. Von den Schwimmfüßen an ragt der Körper unter dem Rückenschild hervor, ohne Gliederung	Im Prinzip die Gestalt des adulten Tieres.
6 6 0	7 7 0	10 6 4	11 6 5
		1. Pleopod	1. Pleopod.
ein Paar Lateralborsten, sonst wie Stadium I, Furca deutlich geteilt, an der Innenseite je ein Höcker	wie Stadium III, außerdem ein Paar Endborsten und ein Paar Dorsaldornen	wie Stadium IV, dazu noch je ein Randdorn	im wesentlichen definitive Anlage.
3	3	3	
wie Stadium I	wie Stadium I	wie Stadium I	Der Wirbel bleibt als erstes Glied erhalten.
Drei Borsten, die alle senkrecht aus dem Gliede herausausgebildet, die distalste aber doch die stärkste.			Der Schaft teilt sich in zwei Glieder. Nr. 2 und 3 Glied drei erhält den zweiten Sinneskolben.
1 1 wie Stadium II	1 2 wie Stadium II	3 5 wie Stadium II	Das Blatt hat sich nicht geteilt.
der Rückenseite deutet eine schwache Borste die distale Lade an			Die Lade schwindet völlig mit ihrer Borste.
beiden Laden deutlich angelegt, mit je einer langen, geschwungenen Borste bewehrt			die distale Lade durch eine Borste vertreten, die proximale unbewehrt.
gliedrig, lang cylindrisch, Kaulade durch eine lange, feine borsten, von denen die innere wie ein Taschenmesser um Gelenk einklappbar ist			Das Glied behält seine Schlankheit, legt eine Menge neue Borsten an.
gliedrig, mit je einer nur spärlich gefiederten Borste, das Glied außerdem noch je zwei Borsten			stark reduziert, ein kleines Glied mit zwei Borsten.
Lade mit einer gefiederten Borste			Coxale und Basale verschmelzen miteinander; die mächtig entwickelte Kaulade tritt in fast endgültiger Form auf.
proximale Lade ein Pinselhaken, distale Lade durch drei parallelstehende Borsten angedeutet			

Tabelle III B.

	Stadium	I. Orthonauplius	II. 1. Metanauplius
Mandibel	Endopodit	Unverändert durch alle Stadien: ein	weglichen Flügeln einer
	Exopodit	Unverändert durch alle Stadien: durch	zum Rudern ungeeignet. Die Endborste
I. Maxille	Coxale		
	Basale		Auf einem Höcker eine furcalwärts gerichtete Fiederborste entsteht auf dem Platz der künftigen Maxille
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Maxille	Allgemeines Aussehen, Erkennbarkeit der späteren Teile		
Maxillarfuß	Allgemeines Aussehen		
I. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
II. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		
	Endopodit		
	Exopodit		
III. Schwimmfuß	Allgemeines Aussehen		

Canthocamptus staphylinus.

III. 2. Metanauplius	IV. 3. Metanauplius	V. 4. Metanauplius	VI. 1. Copepodid
gliedrig, kurz, die beiden Endborsten zu kurzen, leicht be-	Zange geworden, die mit Dornen bewehrt sind		stark reduziert bis auf einen Höcker mit zwei Borsten.
Verschmelzung zweigliedrig mit je zwei Fiederborsten, aber	riesig lang, reicht bis über die dreifache Länge des Exopo-	diten hinaus	völlig geschwunden.
wie Stadium I	Ein Wulst: Protopodit	wie Stadium IV	Coxale und Basale verschmelzen miteinander. Endit des Coxale durch drei Haken vertreten, ebenso die beiden anderen Endite.
	durch einen Einschnitt schwach geteilt — mit zwei endständigen Borsten	wie Stadium IV, aber drei End- und zwei Seitenborsten	je ein Glied mit drei bis vier Borsten.
	durch einen Einschnitt schwach geteilt — mit drei endständigen Borsten	wie Stadium IV	
		breiter Höcker mit vier bis fünf Vorwölbungen am Rand	erscheint plötzlich in ungefähr definitiver Gestalt.
		länglicher Wulst mit einer stumpfen Vorwölbung	in definitiver Gestalt.
		flossenförmig, zweilappig	zweiästig wie beim erwachsenen Tier. Protopodit zweigliedrig.
		mit einer Borste (Zipfel)	drei endständige Borsten.
		mit vier Borsten, 2 lange, 2 kurze	drei End- und drei Außenrandborsten.
		flossenförmig, zweilappig	wie I. Schwimmfuß.
		mit einer Borste (Zipfel)	wie I. Schwimmfuß.
		drei Borsten, zwei lange, eine kurze	wie I. Schwimmfuß.
		nicht angedeutet	wie der zweite Schwimmfuß auf Naupliusstad. V.

schild abgesetzt, wenn auch undeutlich. Aber undeutliche Segmentierung ist überhaupt eine Eigenart der Podopleennauplien. Das Analsegment ist also angelegt. Daher müssen wir für *Cyclops* und *Canthocamptus* von vornherein vier Segmente annehmen, während *Diaptomus* im ersten Naupliusstadium nur drei Segmente und erst im zweiten deren vier aufweist.

Bei allen drei Familien bildet je eine Borste jederseits die gesamte Furcalbewehrung; nur bei *Canthocamptus*, der sich ja überhaupt durch Borsten- und Dornenreichtum auszeichnet, treten zwei Reihen feiner Dornen auf, ein Verhalten, das sich auf dem zweiten, viersegmentigen Stadium von *Diaptomus* wiederholt.

Die drei ersten Gliedmaßen sind im Prinzip bereits als Naupliusgliedmaßen fertig angelegt; sie zeigen natürlich nicht die volle Zahl der Glieder und Borsten. Dies ist besonders bei *Diaptomus* der Fall: die Bewehrung der zweiten Antenne und der Mandibel ist recht mangelhaft; die Endite (Kauladen) sind nur durch relativ schwache Borsten ersetzt. Hier tritt die stärkere Bewehrung erst auf Stadium II, dem zweiten Orthonauplius ein.

Bei Cyclopiden und Harpacticiden sind die kräftig entwickelten Coxalladen an den beiden Mundgliedmaßen bereits von vornherein da. Dies ist ein Befund, den auch Oberg für seinen einzigen Podopleen, *Oithona*, erhalten hat. Es ist bei den Podopleen eben auf den ersten und einzigen Nauplius das konzentriert, was bei den Gymnopleen auf die beiden Orthonauplien verteilt ist.

Infolgedessen ist es mir auch anfänglich gar nicht einleuchtend gewesen, warum Oberg den scharfen Unterschied zwischen dem ersten Nauplius und allen übrigen macht. Er schreibt bei der Besprechung des Stadiums II: »Mit diesem Stadium haben die Nauplien die Gestalt, wenn auch nicht die Größe erreicht, die sie durch fünf Stadien hindurch in den wesentlichen Zügen festhalten und nur ganz allmählich ändern«. Nach meinen Befunden war die Gestalt der Nauplien bereits im ersten Stadium gegeben.

Fassen wir zusammen:

Diaptomus	1. Stadium: drei Segmente, schwache Kaulade,
	2. Stadium: vier Segmente, starke Kaulade,
Cyclops und *Canthocamptus*	Orthonauplius vier Segmente, starke Kaulade,

so können wir wohl behaupten, daß beide Stadien bei den Podopleen zusammengezogen sind. Die Konzentration der Entwicklung werden wir im weiteren Verlauf der Metamorphose noch mehrfach sehen.

Man könnte mir hier den Einwand machen, ich hätte die ersten Stadien beider Familien übersehen. Dem möchte ich entgegenhalten, einmal, daß ich die Nauplien habe unter dem Deckglas schlüpfen sehen, zum andern einen Hinweis auf die Literatur. Zunächst, Oberg hat für *Oithona* auf Stadium II Anlagen der ersten Maxillen gefunden und betont die starke Entwicklung der Lade. Ja er beruft sich für diesen seinen Ergebnissen an den Gymnopleen nicht entsprechenden Befund geradezu auf Claus (1858), (Fig. 57—61). Claus hat eben geschlüpfte Nauplien mit starker Bewehrung gezeichnet. Ferner möchte ich auf Hoek (1877) hinweisen, der das Bild eines zweiten Nauplius (erster Metanauplius mit Anlage der Maxille) ausdrücklich als »Larve von *Canthocamptus staphylinus* nach einmaliger Häutung« bezeichnet.

B. Die Metanauplien.

Fig. 3—6, 9—12, 15—18 (S. 265, 266, 269, 270, 272—274).

Die Zahl der Metanauplien beträgt für alle drei Familien je vier. In diesem Teil der Metamorphose findet mehr oder minder langsam die Ausbildung der einzelnen Gliedmaßen statt. Aber auch hier sind tiefgreifende Unterschiede in dem Verhalten der Gymnopleen und Podopleen zu konstatieren. Während bei den Gymnopleen eine ziemlich konstante, gleichmäßig rasche Weiterbildung erfolgt — man betrachte z. B. die stetig sich steigernde Borstenzahl an dem Endglied der ersten Antenne oder die Entwicklung der ersten Maxille — so findet bei den Podopleen wieder eine Konzentration statt. Bei diesen treten die 2. Maxillen und die Maxillarfüße im letzten Naupliusstadium gerade andeutungsweise auf, während sie bei den Gymnopleen bereits reich entwickelt sind. Über den biologischen Wert dieser Erscheinung und ihre Begründung wird im dritten Teil dieser Arbeit zu handeln sein.

a) Das erste Metanaupliusstadium.

Fig. 3, 9, 15 (S. 265, 269, 272).

Der erste Metanauplius ist charakterisiert durch das Auftreten der ersten Maxille in Gestalt eines Höckers mit daraufsitzender starker, gefiederter Borste. In Parallele damit hat sich die Zahl der Segmente auf fünf erhöht. Diese sind nicht scharf getrennt, sondern bleiben unter das Kopfschild einbezogen. Nur bei *Diaptomus* kann

man allenfalls eine leichte Segmentierung erkennen. Eine Senkung des Hinterkörpers gegen das Kopfschild ist nicht zu bemerken.

Die Larven haben alle an Größe, namentlich an Länge erheblich zugenommen. Besonders bei *Diaptomus* tritt die Schlankheit des Baues hervor: Länge zu Breite verhalten sich wie 2,15 : 1.

Die Bewaffnung der Lade, die Beborstung der einzelnen Gliedmaßen hat sich an Stärke vergrößert oder an Zahl vermehrt.

In der Furcalbewaffnung ist bei den Podopleen keine Änderung eingetreten. Bei *Diaptomus* kommen in diesem Stadium die merkwürdigen, zweigespaltenen Sinneshaare auf der Dorsalseite zur Ausbildung, die sich in dieser Gestalt bis zum letzten Metanauplius erhalten und bei den Copepodiden und dem erwachsenen Tier am Innenrand als einfache Sinneshaare stehen.

b) Das zweite Metanaupliusstadium.

Fig. 4, 10, 16 (S. 265, 269, 273).

Der Körper ist in seiner Form derselbe geblieben; er hat nur weiter an Länge zugenommen und tritt deutlicher unter dem Kopfschild hervor. Der Abstand zwischen erster Maxille und der Furca hat sich vergrößert, ein Hinweis, daß ein neues, sechstes Segment angelegt ist, das der zweiten Maxille. Aber von der Extremität selbst ist auch nicht die geringste Andeutung in Form eines Höckers zu sehen. Die Entwicklung ist fortgeschritten, hat namentlich an der ersten Antenne des *Diaptomus* neue Borsten erscheinen lassen. Die erste Maxille ist bei den Podopleen auf dem Stande des ersten Metanauplius stehen geblieben, bei *Diaptomus* hat sie sich deutlich in Protopodit und daraufsitzenden Endo- und Exopodit gegliedert und vom Körper erhoben. Dies ist ein Beweis für die verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit der Gymno- und Podopleen.

In der Bewehrung der Furca hat sich bei *Diaptomus* nichts geändert, bei *Cyclops* und *Canthocamptus* sind zu den Endborsten noch je ein Paar Lateralborsten hinzugetreten. Bei *Cyclops* sind durch schwache Dornen auf dem Rücken die Dorsalborsten angedeutet, außerdem sind die Ansatzstellen der Endborsten von kleinen Zähnen umsäumt. *Canthocamptus* hat an der Innenseite der Furca je einen Höcker gebildet, der im nächsten Stadium die Medianborsten trägt.

c) Das dritte Metanaupliusstadium.

Fig. 5, 11, 17 (S. 266, 269, 273).

Wie auf allen Stadien hat auch hier die Häutung ein Größerwerden ermöglicht. Dazu sind ziemlich bedeutende Veränderungen

getreten. Die Streckung des Körpers in der Wachstumszone ist bei *Diaptomus* ziemlich beträchtlich. Das siebente Segment, das des Maxillipeden hat sich eingeschoben; aber von dem Maxillarfuß selbst ist nichts zu sehen. Auch bei den Podopleen ist eine Verlängerung eingetreten, wir dürfen ihnen wohl auch ein siebentes Segment zuschreiben.

Von den Veränderungen an den Gliedmaßen fällt vor allem die Entwicklung der ersten Maxille auf. Sie ist nun auch bei *Cyclops* und *Canthocamptus* zu einem deutlich, aber gar nicht tief geteilten Wulst mit einer Anzahl Borsten geworden; bei dem Vertreter der Gymnopleen ist die Entwicklung weiter fortgeschritten. Die Zahl der Borsten hat sich vermehrt, Endite sind aufgetreten.

Von der zweiten Maxille ist nur bei *Diaptomus* deutlich eine Anlage zu sehen: ein Wulst mit zwei Borsten. Die Podopleen lassen, wie nach den bisherigen Erfahrungen zu erwarten war, keine Andeutung davon erkennen.

Es bleibt noch die Furcalbewaffnung zu erörtern. Diese hat sich bei *Diaptomus* in keiner Weise geändert, ebenso ist sie bei *Cyclops* dieselbe geblieben. Der *Canthocamptus* hat jederseits auf dem Wulst des vorigen Stadiums eine Borste angelegt und außerdem je eine kleine dorsale.

d) Das vierte Metanaupliusstadium.

Fig. 6, 12, 18 (S. 266, 270, 274).

Der vierte Metanauplius ist der letzte Nauplius. Die Größenzunahme ist beträchtlich; steigt doch die Länge bei

Diaptomus	von 0,297 mm auf 0,362 mm
Cyclops	von 0,269 mm auf 0,309 mm
Canthocamptus	0,157 mm auf 0,233 mm.

Bei allen drei Familien findet ein erhebliches Schlankwerden statt: der Quotient von Länge und Breite, wenn man die Breite gleich 1 setzt, erhöht sich bei

Diaptomus	auf 2,59
Cyclops	auf 1,90
Canthocamptus	auf 1,48.

Diese Längenzunahme ist bedingt durch das Entstehen neuer Segmente: alle drei Familien lassen Schwimmfüße erscheinen, und zwar je zwei Paare. Der Platz für das dritte Paar ist auch bereits mit angelegt: eine ganz leichte Wölbung bei *Diaptomus* könnte man

allenfalls als den dritten Schwimmfuß ansprechen. Damit würde sich die Zahl der Segmente auf zehn erhöhen.

Die Mundgliedmaßen (zweite Antenne und Mandibel) beginnen sich bei *Diaptomus* zurückzubilden; sie werden kleiner, ihre Bewehrung schwächer außer der Mandibularlade, die mächtig entwickelt ist. Bei den andern Familien bleibt die Bewehrung in alter Stärke erhalten.

Die erste Maxille ist bei *Diaptomus* reicher gegliedert, nähert sich der Form des ersten Copepodiden stärker an, ist dagegen bei *Cyclops* und *Canthocamptus* höchstens auf dem Stande des dritten Metanauplius von *Diaptomus* angelangt. Die zweite Maxille ist bei *Diaptomus* beinahe in der Copepodidform bereits auf diesem Stadium vorhanden, und der Maxilliped ist als wohlabgesetzter Anhang mit zwei Haken angelegt.

Dagegen existiert bei den Podopleen so gut wie nichts davon, das meiste noch bei *Canthocamptus*. Hier sind deutlich abgehobene Wülste vorhanden, die dicht nebeneinander erscheinen: auf der Innenseite der Maxillarfuß mit einem kleinen Höcker, nach außen die zweite Maxille, deren unterer Rand durch vier bis fünf Vorsprünge gezähnelt erscheint. Beide Podien entstehen dicht nebeneinander, scheinbar aus einem gemeinsamen Wulst (gleich Protopodit), so daß dieses Verhalten sehr wohl verständlich macht, daß Claus (1858) die zweite Maxille und den Maxillarfuß als Endo- und Exopodit eines einzigen Gliedmaßenpaares ansah. Aber die Befunde an *Diaptomus* und auch an *Cyclops* geben Giesbrecht (1895) Recht. Bei *Cyclops* ist von diesen Extremitäten nur je ein Wulst vorhanden, die, beide hintereinander gelegen, verschiedenen Segmenten angehören.

Die Furcalbewehrung nimmt bei allen drei Formen zu. *Diaptomus* fügt zu den beiden Anhängen ein Paar Mittelborsten, *Cyclops* ein Paar Lateralborsten und zwei seitliche Dornen, *Canthocamptus* ein Paar Seitenborsten hinzu.

C. Das erste Copepodidstadium.

Fig. 7, 13, 19 (S. 267, 270, 275).

Die Häutung aus dem letzten Nauplius zum Copepodiden läßt das Tier seine definitive Form im Prinzip annehmen. In der weiteren Entwicklung durch die Copepodidstadien hindurch entsteht nichts Neues (die Zahl der Segmente und Schwimmfüße nimmt zwar zu), sondern es wird nur ausgebaut. Die Längenzunahme ist sehr beträchtlich, sie erscheint noch größer durch die Ausbildung der langen Furcal-

borsten. Es tritt ein neues Abdominalsegment auf, womit die Gesamtzahl auf elf steigt.

Der Grad der Umwandlung ist für die einzelnen Familien verschieden, am wenigsten stark für die Gymnopleen; denn bei ihnen ist einmal auf dem letzten Naupliusstadium bereits sehr vieles der künftigen Gestalt angenähert, so daß also der Sprung vorwärts klein ist, zum andern aber ist die Reduktion der vorhandenen Gliedmaßen gering, der Sprung nach rückwärts also ebenfalls klein.

Sehr bedeutend gestaltet die Metamorphose die Podopleen um. Wie schon oben erwähnt, treten bei ihnen auf dem ersten Copepodidstadium Gliedmaßen in fast adulter Form auf, die beim letzten Nauplius kaum angedeutet waren, so die zweite Maxille und der Maxillarfuß. Anderseits finden ganz erhebliche Reduktionen statt, die wieder beinahe zu der Form der Extremität des erwachsenen Tieres führen: so an zweiter Antenne, Mandibel, erster Maxille. Auch die Form der Furca ist schon beinahe definitiv.

Die weitere Entwicklung der Copepodide zum geschlechtsreifen Tier ist von Claus gut bearbeitet worden, so daß hier nur noch auf auf die diffizileren Unterschiede in der Entwicklung geachtet werden muß, die sich nicht mehr auf Familien beziehen, sondern auf Species oder Gruppen von Species. Diese Betrachtung geht aber über den Rahmen dieser Arbeit weit hinaus; denn sie kann sich nicht auf wenige Typen beschränken, sondern muß möglichst viele Arten umfassen. Sie muß vor allem die Grenzformen untersuchen, wie *Heterocope* oder *Cyclops phaleratus* und *C. fimbriatus*, und sehen, ob vielleicht, was keineswegs feststeht, über diese beiden Cyclopiden die Brücke zu den Harpacticiden führt. Von den marinen Formen wären Pontelliden erwünschte Untersuchungsobjekte wegen etwaiger Beziehungen zu Cyclopiden. Dann kann die Entwicklungsgeschichte auch systematische und phylogenetische Aufschlüsse geben, wie sie Brehm (1913) verlangt.

5. Die Entwicklung der einzelnen Gliedmaßen und der Furca.

A. Die praeoralen Gliedmaßen.

Die erste Antenne.

Die erste Antenne wird bei allen drei Familien in gleicher Weise angelegt, insofern sie aus drei Teilen besteht, die ich mit Oberg als »Wirbel, Schaft und Blatt« bezeichnen will. Diese Dreigliedrigkeit erhält sich bei allen bis zum letzten Nauplius, nur findet bei einzelnen Formen auf späteren Stadien eine mehr oder minder tiefe Ein-

schnürung des Schaftes statt, an den Stellen, wo bei den Copepodiden der Zerfall in einzelne Glieder erfolgt.

Der Wirbel ist bei allen drei Familien kurz cylindrisch und borstenlos. Der Schaft hat ebenfalls überall gleiche Gestalt. Die Ventralseite ist allein bewehrt, sie läßt bei allen Familien drei Borsten erkennen, die den Schaft etwa dritteln, so daß sie bei erfolgter Durchschnürung in Teilglieder am Ende eines jeden Ringes stehen; die distalste Borste ist meist die stärkste. Besonders angeordnet sind nur die Borsten der Harpacticiden: sie stehen senkrecht zur Achse der Antenne, so daß die Nauplien sich auf sie stützen können.

Das am mannigfachsten gestaltete Glied ist das distale, das Blatt. Bleibt bei den Podopleen die Zahl der großen Fiederborsten dieses Gliedes gering, nämlich drei, so nimmt sie bei *Diaptomus* von Stadium zu Stadium konstant zu, von drei auf vier, fünf, sieben, neun, elf. Diese Borsten des Blattes sind starke Fiederborsten, die der Extremität ihr Gepräge als Ruder geben. Die Podopleen tragen an ihrer Stelle ungefiederte Dornen in geringerer Zahl. Bei *Canthocamptus* zeigt sich die eine Endborste modifiziert zu einem Sinneshaar, das vom ersten Stadium an da ist.

Schaft und Blatt sind bei *Diaptomus* stark zusammengedrückt, bei *Cyclops* nur schwach und bei *Canthocamptus* überhaupt nicht. Durch diese Kompression entsteht bei *Diaptomus* ein Rand, auf welchem die Borsten sitzen.

Mit der Metamorphose treten sehr bedeutende Veränderungen der Gliedmaßen überhaupt ein, Hand in Hand mit einem völligen Funktionswechsel: die nauploiden Rudergliedmaßen dienen der Nahrungsaufnahme, geben die Lokomotion auf, oder werden zu einem Balancier- und Spürorgan. Diese letztere Umbildung erfährt die erste Antenne. Schon ihre Haltung zeigt dies: ungefähr senkrecht zur Symmetrieebene, nicht mehr parallel zu ihr; morphologisch drückt es sich in einer besonders bei den Gymnopleen bedeutenden Verlängerung aus; *Diaptomus* bekommt als erster Copepodid eine lange zehngliedrige Antenne.

Der Wirbel der Naupliusantenne bildet auch auf dem Copepodidstadium das erste Glied, erhält nur distal eine Borste. Die drei Anhänge des Schaftes bleiben erhalten, der Schaft selbst teilt sich oberhalb der mittleren Borste, so daß diese distal am zweiten Gliede steht. Das Blatt zerfällt in sieben Teilstücke, und zwar gleicht sein Verhalten völlig, wie das der ganzen Antenne, dem des Calaniden *Pseudocalanus*.

Ich kann daher in bezug auf Borstenverteilung und Homologisierung auf Oberg verweisen.

Die *Podoplea* zeigen eine viel geringere Bewehrung im letzten Metanaupliusstadium. Gegen die Endborsten treten die Dorsal- und Ventraldornen stark zurück, stehen auch nicht in einer Reihe, da der Rand fehlt. In der Metamorphose bilden sich bedeutend weniger Glieder als bei *Diaptomus;* die erste Antenne zählt bei *Cyclops* nur sechs, bei *Canthocamptus* gar nur vier Glieder.

Der Wirbel der Naupliusantenne von *Cyclops* bleibt als erstes Glied bestehen; er erhält drei Anhänge. Der Schaft teilt sich, genau wie bei *Diaptomus*, hinter der mittleren Borste in das zweite und dritte Glied. Zu den drei Borsten ist je eine neue hinzugetreten. Das Blatt zerfällt derart in drei Glieder, daß die beiden proximalen Dorsaldornen der Naupliusantenne zu distalen Borsten des vierten und fünften Gliedes werden. Ein kleiner Ventralranddorn wird ventrale Distalborste des fünften Gliedes. In das Endglied gehen zwei der großen Fiederborsten, zwei dorsale und ein ventraler Randdorn ein.

Noch durchsichtiger liegen die Verhältnisse bei *Canthocamptus*. Hier metamorphosiert sich die erste Antenne nur von der dreigliedrigen zur viergliedrigen. Der Wirbel bleibt borstenlos. Der Schaft teilt sich auch hier in zwei Glieder, aber die Gelenkfalte wird hinter der ersten Borste angelegt. Dieses zweite Glied erhält noch zwei Borsten. Der Rest des Schaftes bekommt auch neue Anhänge, eine Borste und den zweiten Sinneskolben. Dieser entsteht zwischen der mittleren und distalen Fiederborste. Beim erwachsenen Tier mit achtgliedriger Antenne ist er auf dem vierten Glied inseriert, so daß das Blatt im Laufe der Entwicklung ebenfalls, wie es bei *Cyclops* bereits im ersten Stadium geschehen, sich in drei Glieder zerlegt. Andeutungen dazu zeigt bereits der erste Copepodid.

Zusammenfassend können wir sagen:

Der Wirbel erhält sich bei den drei Familien auch in den Copepodidstadien, der Schaft zerlegt sich in zwei Glieder, deren Trennungslinie im ersten oder im zweiten Drittel auftreten kann. Das Blatt hat die Tendenz, in eine größere Zahl von Teilen zu zerfallen.

B. Die postoralen Gliedmaßen.

a. Die zweite Antenne.

Von der zweiten Antenne an werden alle Extremitäten als zweiästige Podien, als Spaltfüße angelegt, auch wenn im erwachsenen Zustande durch Unterdrückung des Exopoditen die Gliedmaßen ein-

ästig erscheinen, wie z. B. die zweite Antenne, die Mandibel bei *Cyclops* und *Canthocamptus*, denn durch seine, des Exopoditen, reiche Befiederung ermöglicht er erst den Gebrauch der zweiten Antenne als Ruderorgan. Das Exopodit ist daher vom ersten Nauplius an sehr stark entwickelt. Unterstützt wird die lokomotorische Funktion durch eine starke Abplattung der ganzen Extremität.

Das Coxale ist kurz und kräftig; auf seiner Innenseite erhebt sich ein verschieden stark ausgebildetes Endit, das eine auch im Larvenstadium brauchbare Kaulade darstellt. Bei *Diaptomus* sind vom ersten Nauplius an zwei breite, fast gerade stehende Kauhaken vorhanden, die, mit kräftiger Befiederung versehen, recht verwendbar erscheinen. Verhältnismäßig schwach beim Orthonauplius nehmen sie rasch an Stärke und Länge zu, um dann bereits im letzten Metanaupliusstadium sich wieder rückzubilden, nachdem sie wie die ganze Extremität (dasselbe gilt auch für die Mandibel) im fünften Stadium das Maximum der Ausbildung erreicht haben.

Diese Rückbildung unterbleibt bei den Podopleen. Auch bei ihnen sind zwei Anhänge im Orthonauplius angelegt. Bei *Cyclops* ist der eine etwas höher und weiter vornstehende ein überaus kräftiger, leicht nach innen geschwungener Haken mit Fiederung, der andere ein schwächerer von ähnlicher Gestalt; beide bleiben bis zum letzten Nauplius erhalten.

Anders liegen die Verhältnisse bei *Canthocamptus*. Hier ist nur ein Endit von Anfang an vorhanden, und dieses bleibt auch das einzige von Bedeutung. Es ist weit stärker entwickelt, und zwar vom ersten Stadium an zu einer Kaulade mit gezähnter Reibfläche weit ausgezogen. Nur bei den Metanauplien erinnert eine schwache Borste auf der Rückenseite der Lade an das distale Endit.

Das Basale geht verschiedentlich Verschmelzungen ein, so mit dem ersten Glied des Endopoditen bei den Diaptomiden. Deutlich sieht man einen Zipfel, der ohne weiteres zu den Endopoditen zu rechnen wäre, wenn eine Gelenkfalte existierte. Daß bei den Podopleen das gleiche der Fall ist, ersieht man aus dem Wiederauftreten des ersten Gliedes des Endopoditen nach der Häutung zum Copepodiden. Das Basale trägt zwei Höcker, deren Borsten recht ungleich stark entwickelt sind. Bei *Diaptomus* ist die proximale Lade wohl ausgebildet und trägt einen kräftigen Kauhaken von der Form der Haken des Coxale, und dazu treten einige schwächere Borsten. Auch dieser Kauhaken erscheint auf dem zweiten Stadium deutlicher. Die distale Lade des Basale gehört ursprünglich dem ersten Glied des Endo-

poditen an und ist erst durch die Verschmelzung zum Basale gekommen. Ihre Bewehrung ist schwach; zu irgendwelcher Tätigkeit erscheinen die Borsten nicht geeignet. Die eigentliche distale Lade des Basipoditen ist in der schwachen Borste zwischen den beiden andern Enditen angedeutet.

Diese Andeutung einer mittleren Lade ist bei den Podopleen nicht vorhanden. Auch hier sind beide Endite angelegt als mehr oder minder schwache Höcker. Relativ ansehnlich sind sie bei *Canthocamptus*, wo sie je eine lange, geschwungene, schwache Borste tragen, die eher zum Betasten als zum Zerkleinern oder Festhalten der Nahrung dienen mag. Die proximale Borste ist meist durch eine schwache verstärkt.

Bei *Cyclops* sind die Laden kaum sichtbar; ihre Bewehrung ist dieselbe wie bei *Canthocamptus*, nur schwächer ausgebildet: proximal eine kleine Doppelborste, distal eine schwache einfache.

Das Endopodit erscheint bei allen drei Familien eingliedrig; bei den Diaptomiden ist die Verschmelzung des ersten Gliedes mit dem Basale, wie erwähnt, noch deutlich erkennbar. Bei den als Nauplien dauernd schwimmenden Formen, Diaptomiden und Cyclopiden, ist das Endopodit gleich ausgebildet: ein Ruderblatt, ähnlich dem letzten Glied der ersten Antenne. Beide Genera tragen am Ende zwei Fiederborsten, deren Zahl sich allmählich von zwei auf vier bei *Cyclops*, auf fünf bei *Diaptomus* steigert. Beide Formen besitzen auch auf der Innenseite, etwa auf der Mitte, auf der Andeutung einer Lade zwei bis drei kleinere Borsten.

Ganz abweichend gestaltet ist dieses Endopodit bei dem meist auf einer Unterlage auch als Nauplius sich bewegenden *Canthocamptus*. Bei ihm ist das Glied ausnehmend lang und trägt zwei Endborsten, von denen die innere messerklingenartig, mit einem Gelenk zum Einklappen versehen, mächtig ausgebildet ist. Das Tier trägt diese Waffe bald ausgestreckt, bald um 90° eingeschlagen. Eine sehr schlanke, leicht geschwungene Haarborste dient gewiß dem Getast.

Das Exopodit ist bei allen drei Familien vielgliedrig. Bei *Diaptomus* sind anfänglich sechs, dann sieben Ringe erkennbar; der zweite, bei weitem der längste, verschmilzt meist mit dem dritten Ring. Nach diesem langen Glied nehmen die übrigen sehr rasch an Größe ab, so daß das Exopodit sich verjüngt. Jedes Glied trägt auf der Ventralseite eine reich gefiederte Borste, das Endglied außerdem eine, vom ersten Metanauplius an zwei Endborsten; das zweite Glied hat die Borste des mit ihm verschmolzenen dritten übernommen. Durch die

Kleinheit der Endglieder stehen die distalen Eckborsten sehr dicht und bilden ein vorzügliches Ruderorgan.

Bei *Cyclops* ist das Exopodit genau so gebaut, nur ist die Verjüngung der Glieder nach dem dritten bedeutend geringer. Der ganze Ast ist also noch stärker ausgebildet als bei *Diaptomus*. Dies hängt mit der bei *Cyclops* relativ geringen Entwicklung der ersten Antenne zusammen, die durch ihre Ruderblattform bei *Diaptomus* einen guten Teil der Lokomotion übernimmt.

Anders als bei den schwimmenden Formen ist die zweite Antenne bei den Harpacticiden gestaltet. Das Endopodit hat hier nur vier Ringe auf allen Stadien ausgebildet. Sie sind ungefähr gleich lang, nur der zweite ist größer und trägt drei Anhänge; die Borsten sind nur spärlich gefiedert; das Organ ist daher in keiner Weise besonders ruderfähig.

Betrachten wir die Metamorphose zum Copepodiden. Beide Unterordnungen zeigen da ein gänzlich verschiedenes Verhalten. Gemeinsam ist beiden nur das völlige Verschwinden der Coxalladen.

Das Basale bleibt bei *Diaptomus* und *Canthocamptus* mit dem ersten Glied des Endopoditen verschmolzen, bei *Cyclops* wird es bereits im ersten Stadium frei; die distale Lade ist bei allen drei Arten durch Borsten vertreten; auch die proximale ist, außer bei *Canthocamptus* vorhanden und bewehrt. Das Endopodit bildet bei *Diaptomus* und *Canthocamptus* ein reich befiedertes Glied; bei *Cyclops* besteht es aus drei Stücken, da das Endglied sich nochmals geteilt hat.

Den einschneidendsten Unterschied zwischen Gymnopleen und Podopleen zeigt das Verhalten der Exopodite: bei *Diaptomus* bleiben die Glieder alle erhalten, sie verteilen sich nur anders in bezug auf Verschmelzung; bei den Podopleen findet eine fast vollkommene Reduktion statt: ein runzliger Höcker mit einer Borste bei *Cyclops*, ein kleines Glied mit zwei Borsten bei *Canthocamptus* sind die Reste.

Hierin zeigt sich die Konzentration der Entwicklung: die *Diaptomus*-Antenne bildet sich allmählich durch die Copepodidstadien hindurch zur definitiven Form um, die die Podopleen bereits im ersten Stadium fast erreicht haben.

b. Die Mandibel.

Die Mandibel, der zweite Spaltfuß unter den Naupliusextremitäten, ist von Anfang an als solcher vorhanden. Im großen und ganzen verläuft ihre Entwicklung wie die der zweiten Antenne.

Das Coxale ist verhältnismäßig unansehnlich entwickelt; in den

ersten Naupliusstadien bis zum ersten Metanauplius besteht die Bewehrung bei allen drei Familien aus einer Lade mit einem kleinen gefiederten Kauhaken. Diese Form bleibt bei den Podopleen bis zur Metamorphose erhalten; bei *Diaptomus* dagegen tritt mit der dritten Häutung eine Umbildung des Hakens zu einer Lade mit deutlich gezähntem Rand ein. Die Bezahnung der Kaufläche nimmt mit steigendem Alter zu. Auf ihrer konvexen Seite trägt die Lade eine Borste.

Das Basale ist bei allen drei Genera ungefähr gleich ausgebildet. Das Endit ist durch eine Vorwölbung angedeutet, auf der eine Anzahl Borsten sitzen, die bei *Diaptomus* ziemlich stark in größerer Zahl auftreten. *Cyclops* trägt auf seinen kaum angedeuteten Laden zwei schwache Fiederborsten und darunter einen Dorn.

Bei *Canthocamptus* sind zwei Endite angelegt: das proximale besteht aus einem Pinselhaken, einem vorn abgerundeten, ringsum gefiederten Stab. Er mag als »Speiseschieber oder -roller« dienen. Die distale Lade bilden vier kammartig parallel stehende, leicht nach außen gekrümmte, glatte Borsten. Sie sind unmittelbar hinter und unter dem Endopoditen inseriert, von dem auf älteren Stadien mit diesen ebenfalls eine Borste in eine Reihe tritt.

Das Endopodit ist bei jeder der betrachteten drei Formen anders gebaut. Bei *Diaptomus* erscheint es eingliedrig und ist am Ende sowohl wie an der Innenseite sehr reich beborstet. Diese starke Bewaffnung hat ihren Grund in dem Fehlen einer ausgebildeten Lade, wie sie die Podopleen aufweisen. Aus demselben Grunde ist auch die Beborstung der Basallade eine stärkere als bei *Cyclops*.

Die Podopleen besitzen am Endopoditen eine besondere Bewehrung. Bei *Cyclops* erscheint das Endopodit zweigliedrig: ein sehr kurzes und ein längeres Glied mit drei und mehr End- und zwei bis drei Innenrandborsten. Das erste Glied trägt die für die Cyclopiden so charakteristische Kaulade. Diese ist ein dreieckiger Anhang, der für sich allein beweglich ist und anfänglich drei, dann vier Fiederborsten trägt. Diese Borsten sind typisch gestaltet: sie sind säbelartig gebogen, sehr stark gefiedert, stehen ungefähr parallel, drei in einer Ebene, die vierte etwas tiefer.

Endlich ist bei *Canthocamptus* die extreme Ausbildung noch weiter gediehen: das ganze Endopodit ist zu einer Zange ausgestaltet. Es ist eingliedrig geblieben. Die beiden Endborsten sind zu kurzen, gedrungenen, sehr kräftigen, leicht beweglichen Messern geworden, die in ihrem Zusammenwirken wie eine Zange funktionieren. Das Exopodit ist bei den schwimmenden Formen gleich gestaltet; es be-

steht aus vier Gliedern mit mindestens je einer Fiederborste, das Endglied hat zwei. Bei *Canthocamptus* sind die ersten drei Glieder verschmolzen, so daß das Exopodit nur zweigliedrig erscheint mit je zwei Borsten.

Die Metamorphose zum Copepodiden hat wenig Einfluß bei den Gymnopleen. Die Coxallade war bereits ausgebildet, sie verliert nur die Borste. Die drei andern Teile ändern sich kaum. Die Bewehrung des Basale ist verringert; dafür hat sich die Lade des Endopoditen verstärkt. Das Exopodit ist unverändert geblieben.

Um so größer sind die Umgestaltungen bei den Podopleen, die so weit gehen, daß die Glieder von der erwachsenen Form sich kaum unterscheiden: Coxale und Basale sind miteinander verschmolzen und bilden die mächtig entwickelte Kaulade. Das Exopodit ist völlig geschwunden, das Endopodit stark reduziert.

Auch hier ist ein Zusammendrängen der Entwicklung bei den Podopleen, dagegen gleichmäßige Entwicklungsgeschwindigkeit bei den Gymnopleen zu konstatieren.

c. Die erste Maxille.

Die erste Maxille tritt bei den Gymnopleen und Podopleen auf verschiedenen Naupliusstadien auf: die Gymnopleen machen vorher zwei Häutungen durch, die Podopleen nur eine. Das Erscheinen der ersten Maxille ist, wie die Definition besagt, für das erste Metanaupliusstadium charakteristisch. Die Gestalt, in der die Gliedmaße auftritt, ist bei allen drei Familien, und nach Oberg auch bei den Calaniden und Pontelliden, dieselbe, nämlich unterhalb der Mandibel ein deutlich analwärts abgesetzter Wulst mit einer kräftigen, nach der Furca gewandten Fiederborste, die etwas gekrümmt über den Körper verstreicht. Die weitere Entwicklung verläuft für beide Unterordnungen verschieden.

Bei den Gymnopleen schreitet die Bildung kontinuierlich weiter. Da ist schon auf dem nächsten Stadium die spätere Gestalt der Gliedmaße erkennbar: ein leicht geteilter Lappen (Endo- und Exopodit), der einem Wulste (Protopodit) aufsitzt. An dem Endo- und Exopodit sind bereits einige End- und Lateralborsten entwickelt, sogar Andeutungen der Endite (Lobi) finden sich.

Auf diesem zweiten Metanaupliusstadium zeigen die Podopleen noch genau dieselbe Maxille wie auf dem ersten. Nach der nächsten Häutung ist die Vervollkommnung der Gliedmaße bei den Diapto-

miden weiter fortgeschritten: die Zahl der Borsten hat sich vermehrt, und die Endite sind deutlicher hervorgetreten.

Die Podopleen haben auf diesem dritten Metanaupliusstadium kaum die Stufe des zweiten der Gymnopleen erreicht; ein Wulst mit daraufsitzendem Lappen, der ganz schwach zweigeteilt erscheint, ist die ganze Anlage. Endo- und Exopodit tragen wie jene je drei Endborsten, das Endopodit außerdem zwei Lateralborsten. Auf dem nächsten Stadium, dem letzten Metanauplius, hat sich der Bau bei ihnen nur geringfügig geändert, weniger als bei den Gymnopleen die Differenz zwischen dem vierten und fünften Nauplius beträgt. Die Kerbe zwischen Endo- und Exopodit ist deutlicher geworden, und das Protopodit hat bei *Cyclops* einen Haken bekommen, der aber bei *Canthocamptus* auch noch fehlt.

Ganz anders bei *Diaptomus*. Hier ist das Coxale scharf abgesetzt, seine Lade, das Endit, deutlich entwickelt. Das Basale ist vom Endo- und Exopodit nicht getrennt, diese untereinander auch nicht. Man kann an ihm aber die beiden Endite (Lobi) bereits erkennen. Das erste Endit des Basale (= Lobus internus II der äußeren Maxille des erwachsenen Tieres) ist durch eine gegen das Coxopodit scharf abgegrenzte Lade mit zwei Borsten angedeutet; das andre Endit des Basale (= Lobus internus III) wird durch eine dritte Borste markiert. Endo- und Exopodit zeigen keine besonderen Eigentümlichkeiten, höchstens den Umstand, daß durch zwei Reihen Zähnchen die Verschmelzung des Endopoditen aus mehreren (drei) Gliedern angedeutet erscheint. Im Grunde besitzen sie die Gestalt des erwachsenen Tieres, natürlich mit geringerer Bewehrung.

Verfolgen wir zunächst bei *Diaptomus* die Metamorphose zum ersten Copepodiden, so fällt die überaus reiche Bewehrung des Coxale auf. Das Endit des Coxale (Lobus internus I) zeigt völlig unvermittelt die starke Beborstung des geschlechtsreifen Tieres. Anderseits hat der Epipodialanhang (Lobus externus I) ebenfalls seine definitive Bewaffnung in der Form, wenn auch nicht in der Stärke angenommen. Damit kommen wir zum Basale. Die beiden Endite (Lobus internus I et II) sind deutlich abgesetzt und tragen je drei Borsten; das Exit besteht aus einer schwachen Vorwölbung mit einer Borste. Endo- und Exopodit haben sich der definitiven Gestalt weiter genähert. Das Endopodit läßt wieder schwach eine Verschmelzung erkennen.

Betrachten wir den entsprechenden Vorgang bei den Podopleen. Wir sahen auf dem letzten Naupliusstadium die erste Maxille relativ

unentwickelt. Um so mehr überrascht die Tatsache, daß sowohl bei Cyclopiden wie Harpacticiden im ersten Copepodidstadium die Extremität bis auf Kleinigkeiten völlig fertig ist. Coxale und Basale verschmelzen vollkommen miteinander. Das Endit des Coxale wird durch drei kurze, gedrungene Haken vertreten. Die beiden Endite — wenn überhaupt man eine Homologisierung mit den Diaptomiden vornehmen darf — werden durch je drei Borsten angelegt; namentlich der Lobus internus III, das äußere Endit, ist durch einen sehr starken Kauhaken charakterisiert. Der Epipodialanhang ist nicht entwickelt. Exo- und Endopodit sind recht schwach als je ein Glied mit wenigen (drei bis vier) Borsten angelegt.

Bei *Canthocamptus* sehen wir die gleiche Tatsache: fast aus dem Nichts heraus ersteht das fast fertige Organ. Das Endit des Coxale entwickelt sich mächtig und trägt eine Reihe starker Kauhaken; dagegen ist das Basale, soweit es sich von Coxale überhebt abhebt, völlig unbewehrt. Endo- und Exopodit sind recht gut entwickelt und stark beborstet. Das Endopodit läßt durch Anhäufung von Borsten eine Verschmelzung erkennen.

Alles in allem zeigt sich auch hier die Tatsache, daß die Podopleenentwicklung zusammengedrängt erscheint gegenüber der der Gymnopleen.

d. Die zweite Maxille.

Auch in dem Auftreten dieses Fußes zeigt sich die Eigentümlichkeit, daß die Gliedmaßen der Podopleen bedeutend später auftauchen, dann aber rascher die definitive Gestalt annehmen, als die der Gymnopleen.

Bei *Cyclops* und *Canthocamptus* ist erst auf dem vierten Metanaupliusstadium eine deutliche Spur wahrzunehmen: *Cyclops* zeigt oberhalb der Schwimmfüße einen langgezogenen Wulst, der bei *Canthocamptus* durch eine Anzahl von Kerben in vier oder fünf rundliche Höcker zerfällt. Aus diesen winzigen Anlagen gehen bei beiden Familien in dem Sprung zum Copepodiden die fast vollständig fertigen Extremitäten hervor. Das Coxale ist lang und borstenlos; deutlich ist seine Entstehung aus zwei Gliedern zu sehen. Das Basale ist abgesetzt, seine proximale Lade ist scharf erkennbar und trägt eine sehr starke Fiederborste. Ferner schließt sich an ihn ein recht schlankes Glied mit einer großen und einer kleinen Endborste, das ich als Endopodit ansehen möchte. Es könnte allenfalls auch ein Endit sein. Das Basale trägt außerdem ein Exopodit, das leicht zweigespalten ist;

drei bis vier Fiederborsten sind die Bewehrung. Alles zusammengenommen zeigt dieses Stadium bereits auffällig die definitive Gestalt.

Auch *Canthocamptus* bildet keine Ausnahme. Das Coxale zeigt zwei Endite (Lobus internus I et II) mit je zwei kräftigen Borsten. Der Lobus internus III wird von dem Endit des Basale dargestellt. Dazu kommt noch der Palpus, das Endopodit mit etwa einem halben Dutzend Borsten, die zum Teil durch ihre Anordnung noch eine weitere Gliederung erkennen lassen.

Wesensverschieden ist die Metamorphose der zweiten Maxille bei den Gymnopleen, bei *Diaptomus*. Das Segment, das die zweite Maxille trägt, entsteht auf Metanaupliusstadium II; es ist äußerlich nichts zu sehen, nur der Platz für den Fuß ist geschaffen. Bei einigem guten Willen kann man eine geringe Erhebung als Anlage der zweiten Maxille ansehen, aber es gehört, wie gesagt, guter Wille dazu. Dafür aber wird die Anlage auf dem nächsten Stadium recht deutlich: ein scharf abgesetzter Wulst mit zwei Anhängen. Der letzte Nauplius trägt eine zweite Maxille, die schon ganz die Gestalt der des ersten Copepodiden angenommen hat. Sie ist ein flächenhaft entwickeltes Organ, das sich dem Körper anschmiegt. Eine Trennung von Coxale und Basale vorzunehmen, ist nicht möglich, und auch das allein entwickelte Endopodit ist kaum abzugrenzen. Auf der Innenseite kann man eine ganze Reihe Lobi auseinanderhalten.

Bei dem Sprung zum ersten Copepodiden werden die Endite (Lobi) deutlich geschieden. Das Coxale trägt zwei wohlausgestaltete Laden mit drei und zwei Borsten, ebenso das Basale, dem das Endopodit aufsitzt. Dieses ist ein viergeteiltes Glied nach Giesbrecht. Jedes Glied fast ist enditartig ausgewölbt und trägt die Befiederung (je zwei Borsten). Der weiteren Metamorphose bleibt kaum noch etwas zu tun übrig.

C. Die Rumpfgliedmaßen.

a. Der Maxillarfuß.

Das Auftreten des Maxillarfußes ist bei den beiden Unterordnungen sehr verschieden. Andeutungen, daß sein Segment wenigstens zu gleicher Zeit bei Gymnopleen und Podopleen angelegt wird — auf dem zweiten Metanaupliusstadium — sind allerdings vorhanden.

Bei den Gymnopleen erscheint das erste deutlich erkennbare Zeugnis von ihm auf dem letzten Naupliusstadium: ein zweigeteilter, in Spitzen ausgezogener Lappen neben bzw. unter den zweiten Maxillen; unterhalb der Spitzen stehen zwei Reihen kurzer Dornen. Aus

dieser Anlage ersteht im nächsten (ersten Copepodid-) Stadium der Maxillarfuß in ungefähr endgiltiger Gestalt. Das Coxale und Basale zeigen bereits die Endite; ihre Larvenform verraten sie nur durch den zu geringen Borstenbesatz. Die Endglieder sind noch recht einfach gestaltet, haben sich noch nicht genügend geteilt.

Bei den Podopleen sind die Anlagen im vierten Metanauplius noch geringer: *Cyclops* zeigt nur einen Höcker, bei *Canthocamptus* ist doch wenigstens an diesem noch ein kleiner runder Zipfel zu sehen. Diese beiden Wülste stellen die Keime für die Gliedmaßen dar, die durch die nächste Häutung fast zu ihrer definitiven Gestaltung gebracht werden. Bei *Canthocamptus* fehlt nur eine schwache Borste an dem säbelförmigen Endopoditen, und ebenso ist am Maxillarfuß des *Cyclops* kaum eine Verschiedenheit zu bemerken.

Über die Unabhängigkeit des Maxillipeden von der zweiten Maxille habe ich schon oben gesprochen.

Auch an dieser Extremität ist, obschon nicht so scharf wie bei den oben betrachteten Gliedmaßen, die Tendenz zu erkennen, bei den Podopleen die Entwicklung gegenüber den Gymnopleen abzukürzen.

b. Schwimmfüße.

Die Schwimmfüße werden bei allen drei Formen auf dem vierten Metanaupliusstadium angelegt. Auch hier zeigt sich, wenn auch schwach, die Tatsache, daß die Podopleen als Metanauplien hinter der Entwicklung der Gymnopleen scheinbar zurückbleiben. Denn *Diaptomus* legt sofort drei Paar Schwimmfüße an, wenn auch das dritte erst als geringen Wulst, die Podopleen dagegen nur zwei. Die Schwimmfußanlagen sind flossenförmige, gespaltene Lappen (Endo- und Exopodit), die einem Protopodit aufsitzen. Die Enden der beiden Äste sind in Spitzen oder Borsten verlängert.

Auf dem ersten Copepodidstadium sind die drei Schwimmfüße bei allen Familien gleich gut entwickelt: die beiden ersten Pleopodien bestehen alle aus einem zweigliedrigen Protopodit, dem eingliedrige Endo- und Exopodite aufsitzen. Die Bewaffnung läßt die definitive Form etwas hervortreten. Das dritte Schwimmfußpaar steht bei allen drei Familien in seiner Ausbildung auf der Höhe des zweiten Paares im letzten Nauplius.

D. Die Furca.

Die Furca wird erst im ersten Copepodidstadium als tatsächlich zweiästige Furca angelegt. Auf den älteren Naupliusstadien ist deutlich nur die paarige Anordnung, zwei Ausbuchtungen mit einer Kerbe

dazwischen, zu erkennen. Die Andeutung der Spaltung fehlt gänzlich bei allen drei Familien dem ersten Nauplius, tritt aber dann allmählich mehr und mehr hervor. Am schärfsten ausgeprägt erscheint sie bei *Canthocamptus*.

Bei *Diaptomus* tragen die beiden Orthonauplien je ein Paar Endborsten, das, im ersten Stadium gleichmäßig entwickelt, im zweiten asymmetrisch wird. Die Metanauplien erhalten im ersten Stadium jederseits ein zweigespaltenes Sinneshaar, das in dieser Form bis zum Stadium IV erhalten bleibt und im ersten Copepodiden zu dem an der Ecke des Innenrandes der Furca stehenden Sinneshaar wird. Ein neues Borstenpaar wird erst im vierten Metanaupliusstadium zwischen dem alten angelegt. Diese Borsten metamorphosieren sich im Copepodiden zu den Endborsten Nr. 2 und 4, von der Furcalmitte aus gezählt; Nr. 3 und ein Randdorn entstehen in diesem Stadium neu.

Etwas anders verläuft die Bildung der Furca bei den Podopleen. Hier tritt ebenfalls je eine Endborste als erste Bewehrung auf. Ein neues, dem ersten gleiches Borstenpaar legt sich lateral beim zweiten Metanauplius an. Bei *Cyclops* weisen hier kleine Dornen auf die späteren Dorsalborsten hin. Der dritte Metanauplius zeigt bei *Cyclops* keine Veränderung, bei *Canthocamptus* haben sich ein Borstenpaar und der Randdorn neu angelegt. Im letzten Nauplius endlich erhalten *Cyclops* und *Canthocamptus* noch ein Paar Lateralborsten, *Cyclops* außerdem den Randdorn, den *Canthocamptus* bereits ein Stadium früher angelegt hatte. Bei der Metamorphose werden die vorgebildeten Borsten zu den Endborsten Nr. 2 und 3, die Dorsalborste bleibt als solche erhalten, ebenso die Eckborste und der seitliche Dorn. Die Endborste Nr. 4 legt sich hier neu an. Die innerste Furcalborste erscheint erst im zweiten Copepodidstadium.

III. Biologische Beobachtungen und allgemeine Folgerungen.

> »Bau und Lebensweise verhalten sich wie die beiden Glieder einer Gleichung, welche beide nur äquivalente Änderungen zulassen«.
>
> Chun, Atlantis.

Begründung und Auswertung der Entwicklungsunterschiede der Gymnopleen und Podopleen.

Wir hatten gesehen, daß in der Metamorphose der beiden Unterordnungen ein starker Unterschied besteht: die Gymnopleen entwickeln sich mit einer im wesentlichen konstanten Schnelligkeit und

verteilen diese Entwicklung gleichmäßig auf die sechs Nauplien und die sechs Copepodide; die Podopleen zeigen eine Konzentration ihrer Ausgestaltung auf fünf Nauplien und sechs Copepodide; innerhalb der bereits der Zahl nach reduzierten Stadien drängt sich die Entwicklung nochmals zusammen; denn auf einen bereits relativ hoch entwickelten Orthonauplius folgen vier Metanauplien, die untereinander sich außer durch ihre Größe recht wenig unterscheiden und darauf im ersten Copepodiden das beinahe fertige Tier erstehen lassen.

Können wir dieses auffallende Verhalten so nahestehender Formen irgendwie begründen und so unserm Verständnis näher bringen?

Vergegenwärtigen wir uns ihre Lebensweise. Die Gymnopleen sind in ihrer Überzahl Meeresbewohner oder doch Bewohner größerer Gewässer, soweit sie überhaupt im Süßwasser leben; ganze Familien, Calaniden, Pontelliden, sind auf das Meer beschränkt. Die Cyclopiden sind ebenso typische Bewohner des Süßwassers. (Giesbrecht führt in seiner Monographie der Copepoden des Golfs von Neapel als marinen Cyclopiden nur *Oithona* an.) Die Cyclopiden sind, da sie nicht »schweben« können wie die Gymnopleen, nicht in dem ausgesprochenen Sinne planktonische Tiere, wie die Centropagiden, sondern leben hauptsächlich in kleineren seichten Teichen und Tümpeln, bzw. im Litoral größerer Gewässer. Seen und ausgedehnte Teiche zeichnen sich durch eine relative Konstanz ihrer chemischen und physikalischen Koeffizienten aus; die Extreme sind gemildert. Dagegen sind Pfützen und Tümpel gewaltigen Schwankungen ausgesetzt: im Sommer steigt die Temperatur entsprechend ihrer raschen Zunahme im umgebenden Boden in ihnen schneller und höher hinauf als in einem See; das Wasser verdunstet relativ viel stärker, der »Lebensraum« eines jeden Organismus wird enger; die Konzentration der gelösten Stoffe und damit der osmotische Druck des Wassers steigen und nicht selten tritt der Grenzfall ein: völlige Austrocknung. Das andere Extrem, im Winter, besteht in dem völligen Ausfrieren des Wassers, wodurch wiederum ein Leben im allgemeinen unmöglich wird. Demnach ist das Tier des Sees viel konstanteren Bedingungen unterworfen als das Tier im Kleingewässer.

Wenden wir dies auf das Verhalten der Gymnopleen und Podopleen in ihrer Entwicklung an.

Die Gymnopleen sind Bewohner der großen Wässer mit konstanten Bedingungen. Sie haben daher keine Veranlassung, ihre Entwicklung zu beschleunigen; Gefahr, daß die Larven nicht zur Geschlechtsreife und damit nicht zur Fortpflanzung kommen, liegt nicht vor. Und

wenn ein *Diaptomus* (wie *D. vulgaris*, *D. castor*, *D. wierzejskii*) ein kleines Gewässer bewohnt, das auch einmal austrocknen und ausfrieren kann, so ist in der Erhaltung der nach Ekman primitiven Fähigkeit, Dauereier zu bilden, eine andere Möglichkeit zur Erhaltung der Art gegeben. Bei den Podopleen liegt die Gefahr einer Störung der Entwicklung vor, sowohl durch Austrocknen als durch Ausfrieren. Hier ist die Notwendigkeit der Abkürzung der Metamorphose im Interesse der Erhaltung der Art gegeben. Diese Abkürzung ist eingeleitet, aber noch nicht abgeschlossen.

Daß sie noch nicht abgeschlossen ist, das sehen wir aus der Tatsache, daß die Metanauplien, obwohl relativ wenig verschieden voneinander, doch noch ausgebildet werden. Wir können aber ebenso die Konzentration der Entwicklung auf den ersten Copepodiden als einen Hinweis betrachten, daß dieses Stadium bei einer künftigen weiteren Reduktion, wie sie bei andern Crustaceen bereits eingetreten ist, erhalten bleibt. Der Verlauf der Häutungen würde dann vielleicht folgendem Modus zustreben: Orthonauplius, letzter Metanauplius, erster Copepodid, adultes Tier. Aber auch von der Tendenz, den letzten Metanauplius zu unterdrücken, zeigen sich in der geringen Ausbildung der Rumpfgliedmaßen Andeutungen.

Diese Folgerungen, die aus dem Resultat sich ergeben, sehen wir in der Entwicklung der parasitären Copepoden bestätigt. Dort haben sich die Stadien (nach Giesbrechts Angaben in Langs Handbuch) auf den ersten und letzten Nauplius und Copepodide reduziert; es kann die Verminderung sogar noch weitergehen bis auf den ersten Nauplius und Copepodidstadien. Die Zahl der Copepodide ist dort zum Teil dieselbe wie bei den freilebenden Formen, zeigt also keine Reduktion; dies hängt wohl damit zusammen, daß die Parasiten eine Rückbildung, die auch nur in Häutungen erfolgen kann, durchmachen. Bei allen Formen, das betont Giesbrecht ausdrücklich, wird die Entwicklung nicht dadurch abgekürzt, daß die ersten Nauplusstadien in das Ei verlegt werden, sondern durch Unterdrückung der Metanauplien; der Orthonauplius verläßt stets die Eihülle. Dies Verhalten zeigen auch die untersuchten Formen.

Aus diesen Resultaten folgen für die Systematik wichtige Schlüsse, die die an morphologischen Merkmalen von Mrázek und Claus gefundenen Ergebnisse über die Phylogenie der Copepodenfamilien bestätigen, wonach die Diaptomiden die ursprünglichsten Formen sein sollen gegenüber den Cyclopiden (und Harpacticiden) entgegen Schmeil (1892, S. 19). Die Gymnopleen haben die größere, ursprünglichere

Zahl von Nauplien erhalten; die Podopleen haben sie reduziert. Daß die verringerte Zahl der Stadien wirklich nicht primitiv ist, zeigt das analoge Verhalten bei andern Tieren, — Cladoceren z. B. haben im allgemeinen die freie Metamorphose aufgegeben —, und die Tatsache, daß die weitere Reduktion der Stadien noch nicht stattgefunden hat, wohl aber vorbereitet ist, ferner die Tatsache, daß bei den sicher jungen Formen der parasitären Copepoden die Einschränkung noch weiter gediehen ist.

Es ergibt sich also eine phylogenetische Gruppierung von primitiven zu höher entwickelten Formen wie folgt: Gymnopleen, Podopleen (Halb- und Ganzparasiten), und bei den Podopleen stehen die Harpacticiden über den Cyclopiden. Diese Aufeinanderfolge zeigt sich auch im einzelnen; als Beispiel sei die Bewehrung der Endopodite der Mandibeln genannt: bei *Diaptomus* wird sie durch einen schwachen Wulst (Andeutung einer Lade) mit einer Anzahl Borsten dargestellt. *Cyclops* trägt ein mächtig entwickeltes Endit mit drei bis vier starken Fiederborsten; hier ist die Lade beweglich. *Canthocamptus* endlich geht noch weiter. Er macht auch noch die Borsten für sich beweglich, er bildet eine Zange. Ähnliches läßt sich beim Endopoditen der zweiten Antenne verfolgen: *Diaptomus* und *Cyclops* zeigen keine besondere Gestaltung, *Canthocamptus* hat sich ein einklappbares Messer erschaffen.

Die Erscheinung, daß in süßem Wasser Formen mit komplizierter Metamorphose so gut wie gar nicht vorhanden sind, ist weit verbreitet. Tiere mit ausgedehnter Metamorphose sind in der Hauptsache Meerestiere: Echinodermen, Würmer, Mollusken. (Die *Dreissena*, die im Süßwasser Larven bildet, ist eingeschleppt.) Auch die überwiegende Fülle der larvenbildenden Cruster sind Meeresbewohner. Eine Metamorphose erleiden im Süßwasser nur die Ostracoden und Copepoden. Die Cladoceren, die die Naupliusperiode völlig ins Ei verlegt haben (außer *Leptodora*, die aber vorzüglich größere Wässer bevölkert), sind beinahe ausschließlich Bewohner der Binnengewässer.

Die Tendenz der Abkürzung der Entwicklung bei den Copepoden stellt also nichts Außergewöhnliches dar, das unterschiedliche Verhalten der beiden Unterordnungen ist biologisch begründet.

Die Bewegung der Copepoden.

Pesta (1908) unterscheidet die Copepoden nach drei Typen: Schweber, Schwimmer und Schlängler. Dabei fallen die Diaptomiden ganz unter die Gruppe der Schweber, die Cyclopiden in der Haupt-

sache unter die der Schwimmer, die Harpacticiden endlich gehören alle dem schlängelnden Typ an. Pesta stellt Beziehungen zwischen Körperbau und Art der Lokomotion auf.

Graeter (1903), durch den Pesta zu seiner Untersuchung angeregt wurde, unterscheidet ebenfalls Schweber und Schwimmer.

Die Bewegungsweise der Copepoden ist schon oft zu analysieren versucht worden, mit den verschiedensten Resultaten; Klarheit ist keineswegs geschaffen. So werden noch im letzterschienenen Lehrbuch der Zoologie, Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben (1910) die ersten Antennen als Ruderorgane bezeichnet. Chun hat sie bereits 1896 als Schwebefortsätze erkannt. Daß die großen Antennen den Anschein erwecken, als schlügen sie wie Ruder zurück, hat schon Imhof gesehen (1888), und er gibt die richtige Deutung: bei dem Stoß werden die schlanken Antennen durch den Widerstand des Wassers dem Körper angelegt.

Ich habe die Bewegung der Copepoden und ihrer Nauplien ebenfalls untersucht und manches von den Angaben bestätigt gefunden, dazu aber doch auch neue Beobachtungen gemacht.

Die Typen, die Pesta aufstellt, sind richtig. Die *Gymnoplea*, z. B. *Diaptomus*, sind Schweber, die niemals eine Unterlage freiwillig berühren. Graeter gibt völlig richtig die Art der Bewegung und Lage an: zeitweises Schlagen der Ruderfüße, Vorschießen, Ruhen, an den großen Antennen Aufgehängtsein, leichtes Absinken, wiederum Schlagen der Ruderfüße usf. Dadurch soll nach ihm das Schweben ermöglicht sein. Ich kann dies nicht bestätigen, denn auf diese Weise wird die Bewegung von Ort zu Ort bewirkt, aber das Schweben, das viertelstundenlange Beharren in ganz kleinem Raum, z. B. unter dem Gesichtsfeld einer binoculären Lupe bei Seitenansicht, wird anders ermöglicht, nämlich durch das Strudeln der Mundgliedmaßen, vornehmlich der zweiten Antenne. Durch deren nie ruhende Bewegung wird ein Wasserstrom erzeugt in der Absinkrichtung des *Diaptomus*; diese Strömung trägt den *Diaptomus*, d. h. der *Diaptomus* bewegt sich durch Schlagen seiner zweiten Antenne so schnell aufwärts in bezug auf das umgebende Medium, wie das Wasser nach abwärts fließt. Beide Bewegungen sind entgegengesetzt gleich, der *Diaptomus* bleibt also an Ort und Stelle. Dieses Flottieren möchte ich mit dem Tellern eines schwimmenden Menschen vergleichen, der allein durch rasche Hin- und Herbewegung der an den Körper angelegten Hände leicht an der Oberfläche des Wassers sich halten und treiben lassen kann. Daß diese leichte Vibrationsbewegung tatsächlich den *Diaptomus*

fortbewegt, dafür ist der Beweis die Beobachtung, daß ein schnelleres Schlagen der Mundgliedmaßen, das man sehr gut unter der binokulären Lupe unterscheiden kann, das Tier langsam in schräger Richtung nach oben steigen läßt.

Die Fähigkeit des Schwebens haben die Podopleen völlig verloren; sie können sich nicht mehr auf einer Stelle halten, sondern durcheilen das Wasser in raschen Sprüngen, den Körper beliebig gerichtet.

Für die sprunghafte Bewegung der Diaptomiden sowohl wie der Cyclopiden liefern in erster Linie die Schwimmfüße den Impuls durch ihr synchrones Abwärtsschlagen. Zum andern Teile, das ist bisher übersehen worden, trägt das Abdomen zur Bewegung bei, es schlägt ruckweise, aber synchron mit den Ruderfüßen nach vorn. Dadurch wird dem Schlag der Schwimmfüße in gewissem Sinne entgegengewirkt: der Körper wird nach vorn bewegt, aber er überschlägt sich nicht.

Wir haben somit drei Centren für die Bewegung zu unterscheiden:

1. die Schwimmfüße,
2. das Abdomen,
3. die strudelnden Mundgliedmaßen (nur bei Gymnopleen).

Die Steuerung erfolgt in der Hauptsache durch die Furcalborsten, in zweiter Linie durch die erste Antenne. Die Furcalborsten werden beim Schlagen der Schwimmfüße ventral niedergedrückt als Gegenwirkung gegen das eventuelle Überschlagen, das durch die Ruderfüße bewirkt werden könnte, da der Bewegungsimpuls schief zur Körperachse erfolgt. Fehlen die Endborsten, was bei *Cyclops* sehr häufig der Fall ist, so wird das ganze Abdomen stärker einwärts gebogen und wirkt so als Steuer. Die Funktion der ersten Antenne besteht außer der Verwendung als Schweborgan in der Stabilisierung und Steuerung. Die lange Antenne wirkt bei *Diaptomus* wie eine Balancierstange, sie ermöglicht eine symmetrische Haltung, die für das gleichmäßige Zuströmen und Durchseihen des Wassers nötig ist.

Zum andern dienen sie als Steuerorgane, namentlich bei *Cyclops*, in seinen Kreuz- und Quersprüngen. Durch Heben oder Senken der einen Antenne erfolgt ein Auf- oder Absteigen; sie wirken bei rascher Bewegung ähnlich den Tragflächen der Flugmaschinen. Ich habe mehrfach Cyclopen beobachtet, die durch Heben der einen und Senken der andern Antenne sich auch über einer kleinen Grundfläche in spiralig auseinander gezogenen Kreisen emporschraubten. Die steifgehaltenen Antennen sind in dieser Beziehung den Stabilisier- und

Steuerflächen an Cladoceren gleichzustellen, die Woltereck (1913) beschrieben hat; nur liegen hier die Verhältnisse noch viel mannigfaltiger, die Kombinationsmöglichkeiten sind viel größer, da diese Organe hier willkürlich in ihrer Haltung verändert werden können.

Versuche, die Antennen einseitig in verschiedener Länge wegzuschneiden und den Einfluß auf die Bewegung zu untersuchen, mißlang am Eingehen der Tiere, da ich nur den empfindlichen *Diaptomus gracilis* verwenden konnte, robustere Formen mir aber (Spätsommer 1913) nicht zur Verfügung standen.

Noch ein Wort folge über die Bewegung der Nauplien. Diese Bewegung kann man kurz charakterisieren als Daphnidenbewegung: das Hauptruderorgan ist die zweiästige zweite Antenne; sie wird unterstützt von der ersten. Der namentlich bei *Diaptomus* schlanke Körper und der hochgelegene Angriffspunkt der Bewegung lassen die Tiere senkrecht im Wasser schwimmen. Die Körperachse wird zuweilen (*Diaptomus*) durch die Endborste stark verlängert, durch die eine weitere Stabilisierung erzielt wird.

Die Nahrungsaufnahme der Copepoden.

Mit der verschiedenen Form der Bewegung der Gymnopleen und Podopleen steht die verschiedene Art der Nahrungsaufnahme im Zusammenhang. Auch hierin zeigen die Gymnopleen ein primitiveres Verhalten. Wir haben gesehen, daß die Centropagiden vermöge der dauernden Bewegung der zweiten Antenne flottieren können. Bei diesem Schweben erzeugen sie eine Strömung, die das Wasser in ziemlich weitem Umfange in Bewegung versetzt und durch ihre Mundgliedmaßen fließen läßt. Die Maxillen sind als Seihapparate prächtig ausgestaltet, die alles Corpusculäre in herbeigestrudeltem Wasser ohne Wahl auffangen. Das Brauchbare wird an die Mundöffnung gebracht und aufgenommen, das Ungeeignete durch einen schwachen Schlag der Ruderfüße, der einen Zug erzeugt, entfernt. Solange die Tiere fressen, unterbleibt die Strudelung der zweiten Antenne. Infolgedessen sinken sie ein Stück abwärts.

Die Podopleen haben die Fähigkeit des Strudelns nicht ausgebildet. Sie suchen sich ihre Nahrung aktiv, indem sie in beliebiger Richtung hin- und herschießen und Nahrungspartikel ergreifen. Sie halten ihre zweite Antenne gerade vor, so daß der Eindruck tatsächlich entsteht, als hätte man es mit »vierhörnigen« Tieren zu tun, wie die alten Namen oft angeben: *Monoculus, Cyclops quadricornis.* Diese vorgehaltene zweite Antenne ist es auch, mit der der *Cyclops* größere Objekte, eine

junge Daphnide z. B. erfaßt. *Cyclops* ergreift nicht nur frei im Wasser suspendierte Teilchen, sondern er sucht seine Nahrung auch auf Unterlagen. Das kann man jederzeit beobachten, wenn er z. B. an der Aquariumswand die Algenflecke abgrast oder auf dem Boden der Zuchtgläser die niedergesunkenen Chlorellen frißt. Nach Hörhammer (1910) hat *Cyclops* auch Bakterienkulturen von ihrem Substrat abgeweidet. Ausschließlich von Unterlagen nimmt *Canthocamptus* die Nahrung auf.

Die Nahrungsaufnahme der Nauplien habe ich nur bei *Canthocamptus* unter dem Mikroskop beobachten können, bei den schwimmenden Nauplien trotz binocularer Lupe nicht. Die Harpacticidennauplien sieht man im Tropfen über Partikeln des Grundes (zusammengeballte Algen, Detritus) emsig hinwegkriechen, wobei sie, wie oben angedeutet ist, sich auch auf die Borsten des zweiten Gliedes der Vorderantenne stützen. Beim Fressen bringen sie Chlorellen z. B. hauptsächlich mit der Zange der Mandibel in die Mundöffnung. Durch kleine Haare, die unterhalb dieser und an der Mundkappe stehen, ist eine Art Reuse gebildet, so daß ein Ausweichen der Nahrung nach der Seite verhindert wird. Bei dieser Bewegung der Mundgliedmaßen beim Fressen nach vorn wird ein Bewegungsimpuls des ganzen Tieres nach rückwärts erzeugt. Aber diese Bewegung und damit ein Verlieren des Futters verhindern Säume kleiner Dornen auf den Basalia der zweiten Antenne und Mandibel, die das Tier am Grunde festhalten.

Die Witterung der Nahrung.
(Theorie einer mechanischen Schwarmbildung.)

Angeregt durch die Versuche Hörhammers (1910) über das Vertilgen von Typhusbakterien durch Copepoden habe ich denselben Versuch mit Algenfutter (Chlorella) angestellt. Hörhammers Interesse war ein medizinisch bedingtes (Reinigung der Gewässer). Ich stellte die Frage: Können die Cyclopiden dargebotenes Futter aufspüren, durch irgendwelchen Sinn wahrnehmen?

Hörhammer hatte in ein H-förmiges Rohr auf der einen Seite Bakterienklümpchen (durch Centrifugieren gewonnen) eingebracht, auf der andern Seite Cyclopiden. Dann bemerkte er ein rascheres Überwandern aus dem einen Kolben in den andern als im Kontrollversuch mit beiderseits reinem Wasser. Analoge Versuche habe ich angestellt, bin aber zu andern Resultaten oder doch andern Schlüssen gekommen. Ich setzte als Vorversuch z. B. 60 Cyclopen vorsichtig

unter Absperrung der Verbindungsstücke in der einen Seite ein. Es ergab sich, daß am andern Tage auf der Einsetzseite 29, auf der andern 28 und in den Verbindungsstücken drei Cyclopen sich aufhielten; es war also ein völliger Ausgleich eingetreten. Dies Resultat überraschte mich, denn ich hatte bedeutend weniger erwartet. Mein Gedankengang war folgender gewesen: der Cylindermantel hat eine Fläche von 63 qcm, davon sind freigegeben durch die Verbindungsstücke 6 qcm, vom ganzen also 6/63 = 1/10. Wenn die Tiere beliebig nach allen Seiten schwimmen, können sie nur an $^1/_{10}$ der begrenzenden Fläche durchkommen, also auch nur $^1/_{10}$ der Tiere oder sechs in den Verbindungsgang eintreten. Was ich anfänglich übersehen hatte, war, daß die Tiere ja beim Anstoßen an die Wand eine neue Richtung erhalten, also neu gezählt werden müssen. Nach der Zeit, bis jedes Tier im Durchschnitt einmal an die Wand gekommen ist, beginnt der Versuch von neuem, also von dem Rest würde wieder $^1/_{10}$ durch die Pforte schlüpfen usf. Anderseits gelten für den zweiten Cylinder genau dieselben Bedingungen für das Rückwandern, so daß im Endzustand nach genügend langer Zeit gleichviel hinüber und herübergehen.

Für mich kam es nunmehr darauf an, zu sehen, ob in der Seite mit Futter eine Anhäufung von Cyclopen stattfand oder nicht. Eine Ansammlung habe ich beobachten können, und zwar ist sie ziemlich beträchtlich, rund 40 gegen 20. Und zwar glaube ich dies einzig und allein auf die Anwesenheit von Nahrung schieben zu sollen; denn ich war bestrebt, alle übrigen Faktoren auszuschalten. Ungleich starke Beleuchtung und dadurch bedingte ungleichmäßige Verteilung infolge von Phototaxis waren vermieden, indem ich die Versuche im Dunkeln ausführte. Durch die Dunkelheit war eine Sauerstoffentwicklung ausgeschlossen, die die Tiere auch anlocken würde; die Kohlendioxydbildung war nicht unterdrückt, sie würde aber einen Fehler in entgegengesetzter Richtung hervorrufen. Temperatureinflüsse habe ich ausgeschaltet, indem ich die Versuche in ungeheiztem Zimmer ohne jede Quelle für Wärmestrahlen, die einseitig wirken könnten, vornahm. Die täglichen Temperaturschwankungen machen nichts aus, da sie das ganze System betreffen.

Die Nahrung hat also eine Konzentration der Tiere bewirkt. Und doch ist damit noch nicht bewiesen, daß diese Wirkung, chemotaktisch etwa, durch Witterung erfolgt, wie es für das Zusammenkommen der Geschlechter Neubaurs nette Versuche zeigen (1913). Diese Ansammlung der Cyclopen kann auf Witterung beruhen, kann aber auch rein mechanisch erfolgen.

Wenn wir einseitig reich füttern, eine »Wolke« von Chlorellen dem Wasser zusetzen, so bilden diese Algen einen »Schwarm«. Anderseits haben wir eine Menge beliebig angeordneter Tiere, die, wie der Versuch zeigt, nach recht kurzer Zeit im ganzen Raum sich gleichmäßig verteilen und wirr durcheinander schwimmen. Die Tiere haben im Durchschnitt eine gleiche Entfernung voneinander; diese ungefähr gleiche Verteilung im Wasser wird ja von Hydrobiologen immer wieder betont. Wenn nun diese Tiere in einen eventuell künstlich hervorgerufenen Schwarm von Futter kommen, so werden sie fressen und ihre Bewegung einstellen. Unterdes ist aber auch das Nachbartier in die Futterwolke eingedrungen, macht Halt, jetzt nur noch in einem Bruchteil der früheren Entfernung von dem nächsten usf. Dies gibt dann ganz mechanisch einen Schwarm von Tieren. So könnte die Anreicherung der Cyclopen in der Futterzone auch begründet werden.

Übertragen wir diesen Laboratoriumsversuch ins große, in die Natur. Dann würde der Tierschwarm sich, da beliebig viele Tiere zur Verfügung stehen, als ein wohl abgeschlossenes Ganze erweisen. Denn wenn die Futterwolke von Tieren erfüllt ist, dann stellt sich als Endzustand ein Gleichgewicht her, in welchem ebenso viele Tiere hinaus wie hinein gehen, analog den Anschauungen der kinetischen Gastheorie von einem festen Körper. Jeder einzelne *Cyclops* entspricht dann einer Molekel.

Die Hydrobologie lehnt ja eine Schwarmbildung ab, und auch die neuesten Befunde von Lantzsch (1914) und Colditz (1914) lassen eine gleichmäßige Verteilung des Centrifugenplanktons wie auch des Zooplanktons erkennen. Die mechanische Theorie der Schwarmbildung passiv beweglicher Organismen, die W. Ostwald (1913) versucht, ist, soweit ich sehe, physikalisch allgemein nicht haltbar, gilt nur für vertikale Verteilung, nicht aber für horizontale. Eine Schwarmbildung der passiv beweglichen Planktonten ist Voraussetzung für die Schwarmbildung der aktiv beweglichen. Noch wird die der passiv beweglichen bestritten, so daß diese Schwarmbildung, wie gezeigt, sich bislang nur im Experiment verifizieren läßt.

Die Nahrung der Copepoden.

Über die Frage nach der Ernährung der Copepoden werden die widersprechendsten Angaben gemacht: Detritus, Centrifugenplankton, Phytoplankton, größere Organismen, alles das wird als Nahrung behauptet und alles wird bestritten. Und doch lassen sich wohl alle Be-

funde miteinander in Einklang bringen, denn die Copepoden verhalten sich nicht einheitlich. Sie sind stark verschieden untereinander. Die verschiedene Art der Nahrung hängt mit der verschiedenen Art der Nahrungsaufnahme zusammen, und diese ist eine Folge der verschiedenen Art der Bewegung. Wenn z. B. Lohmann (1909) sagt: »Dies beweist ....., daß die Copepoden keine Räuber sind, die ihre Beute ergreifen, sondern daß sie .... das von ihnen durchschwommene Wasser abfiltrieren und den Filterrückstand aufschlürfen«, so ist das völlig richtig, wenn man dazu weiß, daß die Copepoden, auf die er sich bezieht, *Calanus gracilis* und *C. tenuicornis*, Gymnopleen sind.

Will man allgemein für die Copepoden die Nahrung angeben, so muß man sagen, sie sind Omnivoren, sie fressen alles, was sie finden, wenn es nicht zu groß und nicht zu klein ist.

Die Gymnopleen als »passive« Fresser strudeln sich die im Wasser suspendierten Partikelchen zu und sammeln sie auf ihrem von den Mundgliedmaßen gebildeten Reusenapparat. Je reiner das Wasser von Detritus ist, im Meer und in großen, tiefen Seen, um so mehr lebende Nahrung nehmen die Gymnopleen auf; eine aktive Scheidung zwischen geformter und desorganisierter Nahrung findet nicht statt. Bis zu welcher Kleinheit das Nannoplankton aufgenommen wird, hängt nur von der Dichtigkeit der Reuse ab, ist also für die einzelnen Formen verschieden.

Die Podopleen sind »aktive« Fresser, sie erfassen die Nahrung. Naturgemäß wird bei ihnen als Tieren des Litorals und kleinerer Gewässer ein guter Teil der Nahrung aus Detritus bestehen, anderseits aber grasen sie Unterlagen, Pflanzen, Laub usw. ab. Sie fressen aber auch Centrifugenplankton, wie die Fütterung aller meiner Kulturen mit Chlorellen zeigt. Auch hier ist eine untere Grenze der Größe gegeben: Hörhammer beschreibt in dem oben berichteten Versuch, daß die Cyclopen Bakterien vertilgen, wenn er sie centrifugiert, also in Klumpen zusammengeballt hatte, oder sie weiden ganz eingebrachte Kulturrasen ab; aber er konstatierte keine Abnahme der Bakterien, bei deren Verteilung im Wasser. Die Typhusbazillen waren zu klein zur Aufnahme.

Über die Ernährung der Nauplien kann ich nur die Angabe machen, daß die Tiere sich in meinen Kulturen bei ausschließlicher Chlorellenfütterung sehr gut gehalten haben, und zwar von allen drei Familien. Es können natürlich auch Protisten im Kulturwasser gewesen sein, aber die Chlorellen habe ich vielfach im Darm gefunden.

Der Gang der Entwicklung. Dauereibildung.

Wie bereits mehrfach betont, habe ich alle Stadien in Reinkulturen selbst gezogen. Hinsichtlich der Schnelligkeit der Entwicklung kommen die größten Verschiedenheiten vor. Die Extreme für die Ausbildung des eben entschlüpften Nauplius bis zum geschlechtsreifen Tier liegen zwischen 19 Tagen und etwa 3 Monaten. *Canthocamptus* habe ich in einer Kultur im Februar-März 1913 in 19 Tagen bis zur Bildung des Eisäckchens gebracht. Die normale Dauer der Entwicklung ist etwa 30—40 Tage. Das Minimum für *Diaptomus* waren 29 Tage, für *Cyclops* 26; für die Dauer bis zur Häutung zum ersten Copepodiden sind die entsprechenden Zahlen 6, 9, 8 Tage.

Die Entwicklungsdauer hängt von verschieden Faktoren ab, der wichtigste ist nach meinen Erfahrungen die Größe des Lebensraumes, der jedem Individuum zukommt. Wollte ich zum Vergleich Nauplien verschiedener Stadien gleichzeitig erhalten, so setzte ich in gleich großen Gefäßen verschieden starke Kulturen an. Unter gleichzeitiger Verschlechterung der andern Faktoren habe ich dann Naupliusstadien etwa 6—7 Wochen lang züchten können, ehe die Metamorphose eintrat.

Als weitere Faktoren kommen in Frage Temperatur, Nahrung, Sauerstoffgehalt, Reinheit des Wassers. Im allgemeinen kann man behaupten, daß eine Steigerung der Temperatur eine Beschleunigung der Entwicklung herbeiführt, aber bereits bei Zimmertemperatur (18° C) hört die beschleunigende Wirkung, wenigstens bei *Canthocamptus staphylinus*, auf. Er entwickelt sich am raschesten bei etwa 8—10°.

Die alten Tiere, die ich im Kühlen, zum Teil im Eisschrank, den ganzen Sommer über in Eiproduktion erhalten habe, stellen diese bei einer Temperatur von rund 12° ein; im Mai verschwand *Canthocamptus staphylinus* in den beiden Jahren 1912 und 1913 in den von mir beobachteten Gewässern, während er im Winter, November bis März, in unzähligen Tausenden vorhanden war.

Sauerstoffmangel, wenig Nahrung, Unreinheit des Wassers (viel Bakterien) ließen die Kulturen ebenfalls sich sehr langsam entwickeln, zum Teil völlig eingehen. Überhaupt ist zu konstatieren, daß von den eingesetzten Eiern nur ein Bruchteil bis zur völligen Ausbildung kommt. Daher war es nicht möglich, zu bestimmen, ob aus einem Eisack nur Weibchen oder nur Männchen hervorgehen, ob dasselbe Weibchen während seines ganzen Lebens nur ein Geschlecht produziert.

Die Dauer, bis das Ei verlassen wird, ist recht verschieden; bei

Podopleen kann man damit rechnen, daß am andern oder übernächsten Tag die Nauplien ausgeschlüpft sind; was am dritten Tag noch in den Eihüllen liegt, kommt im allgemeinen nicht mehr zur Entwicklung. Anders ist es bei den Gymnopleen. Von *Diaptomus wierzejskii* blieben Eiballen zuweilen 12—14 Tage unentwickelt und lieferten dann noch Embryonen. Ähnlich war es auch bei *D. vulgaris*. Von *D. salinus* fand ich im Juni auf dem grünen Algengrund des Zuchtglases rote Eisäckchen in großer Zahl mit meist vier bis fünf Eiern liegen; ich isolierte die Eiballen und hielt sie unter Kontrolle: nicht ein einziger Nauplius entschlüpfte bis Anfang September, wo mir beim Umbau dos Zoologischen Instituts die Kulturen verloren gingen. Ich stehe aber nicht an, diese Eier als Dauereier anzusprechen, besonders da *D. salinus* nach Colditz (1914) ein ausgesprochenes Maximum im Juni-Juli zeigt mit raschem Abfall im August-September. Ein solches ausgeprägtes Maximum kann ich auch für *Diaptomus wierzejskii* angeben. Im April 1912 erfuhr ich zuerst von seiner Anwesenheit; er war in großen Mengen in dem oben beschriebenen Lehmloch in Zuckelhausen anzutreffen. Das Wasser hatte damals noch eine Tiefe von 30—50 cm; Ende Mai war es in dem in seiner ersten Hälfte recht warmen Sommer 1912 fast völlig eingetrocknet, nur in der Mitte, in Löchern, stand es noch einige Zentimeter hoch. Da habe ich die *Diaptomi* buchstäblich geschöpft. Mitte Juni, es hatte inzwischen einmal tüchtig geregnet, waren fast alle verschwunden. Im August setzte die Regenperiode ein, der Tümpel füllte sich wieder, Anfang September aber fing ich trotz langen Fischens nur drei Weibchen. Im Frühjahr (April) 1913 war der *Diaptomus* wieder in großer Zahl vorhanden, wenn auch nicht in den Massen, wie das Jahr vorher. Mitte Mai war er wieder fast völlig verschwunden. Auch hier habe ich kein Bedenken, Dauereibildung anzunehmen, die angedeutet ist durch das späte und unregelmäßige Ausschlüpfen der Nauplien, zumal im trocknen Sommer 1911 der Tümpel sicher ausgetrocknet gewesen ist. Und endlich kann ich für *Diaptomus vulgaris* ein ähnliches Verhalten berichten: in einem Becken im Garten des Zoologischen Instituts trat dieser *Diaptomus* Mitte Mai in unreifen Copepodiden auf, war bis Mitte Juni in ungezählten Mengen vorhanden, um dann sehr rasch zu verschwinden. Von Oktober bis April war nichts von ihm zu sehen. Dasselbe plötzliche, fast gänzliche Verschwinden innerhalb 14 Tagen habe ich auch in den Wermsdorfer Teichen (Doktorteich) beobachtet. Auch hier ist für dies Verhalten Dauereibildung, wie sie Wolf (1903) beschrieben hat, in Anspruch zu nehmen.

IV. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Entwicklung der freilebenden Copepoden geht in ihren Grundzügen parallel, im einzelnen ist sie in den beiden von Giesbrecht aufgestellten Unterordnungen verschieden. Diese Unterordnungen sind demnach wohlbegründet.

Diese Verschiedenheit der Entwicklung besteht in zweierlei Tatsachen:

Erstens ist die Zahl der Stadien verschieden: die Gymnopleen besitzen sechs Nauplien und sechs Copepodide, die Podopleen nur fünf Nauplien und ebenfalls sechs Copepodide. Die Reduktion ist durch Zusammenziehen der beiden ersten Stadien, der Orthonauplien der Gymnopleen auf einen Orthonauplius erfolgt.

Zweitens ist die Entwicklungsintensität auf die einzelnen Stadien bei beiden Unterordnungen verschieden verteilt. Bei den Gymnopleen geht die Ausbildung von Stadium zu Stadium ungefähr in gleichem Maße vor sich; bei den Podopleen wird die Entwicklung auf einige Stadien, namentlich den ersten Copepodiden zusammengedrängt, der sehr schwach angelegte Organe zu (beinahe) definitiver Gestaltung bringt. Es zeigt sich die Tendenz, die Zahl der Larven zu reduzieren, etwa auf Orthonauplius, letzten Metanauplius, ersten Copepodid, wie es die parasitären Copepoden bereits getan haben.

Für die Systematik und Phylogenie ergibt sich, daß die Mrázek-Claussche Annahme der Gymnopleen als primitiveren Formen zu Recht besteht. Die Harpacticiden sind weiter spezialisiert als die Cyclopiden.

Für die morphologischen Resultate im einzelnen sei auf die Tabellen S. 278—289 verwiesen.

Leipzig, am 15. Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

Brehm, V. 1913. Über die Harpacticiden Mitteleuropas. I., II. In: Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonk. Bd. VIII. S. 313—318, 575—588. 1912 u. 1913.

Bronn, G. H. 1866—79. Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. V. 1. Crustacea von A. Gerstaecker. Leipzig u. Heidelberg 1866—1879.

Burckhardt, G. 1900. Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstättersees. Mitt. Naturf. Gesellschaft. Luzern 1900.

Canu, Eugène. 1892. Les Copépodes du Boulonnais. Morphologie, Embryologie, Taxonomie. Lille 1892.

Chun, Carl. 1896. Atlantis. Biologische Studien über zoologische Organismen. Bibl. Zoologica. Bd. VII. Heft 19.

Claus, Carl. 1858. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Archiv für Naturgesch. 24. Jahrg. Bd. I. S. 1—76.

— 1862. Untersuchungen über die Organisation und Verwandtschaft der Copepoden. Würzburger naturw. Zeitschrift. Bd. III. S. 51—103.

— 1863. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Mit 37 Tafeln. Leipzig 1863.

— 1876. Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlagen des Crustaceen-Systems. Ein Beitrag zur Deszendenzlehre. Wien.

— 1892. Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von Cyclops. Ein Beitrag zur Systematik der Cyclopiden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. X. S. 283—356. 1892.

Colditz, Volkmar. 1914. Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees mit besonderen Studien über das Centrifugenplankton und seine Beziehungen zum Netzplankton der pelagischen Zone. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. S. 520—630. 1914.

Dakin, W. J. 1908. Notes on the alimentary canal and food of the Copepoda. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiol. und Hydrographie. Bd. I. S. 772—782. 1908.

Degeer, Baron Karl. 1778 (83). Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. VII. Bd. Nürnberg 1783. (Deutsche Übersetzung von: Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Stockholm 1778.)

H. Dieffenbach u. R. Sachse. 1911. Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Biol. Suppl. III. Serie. S. 1—93. 1911.

*Fischer, S. 1851. Beiträge zur Kenntnis der in der Umgegend von St. Petersburg sich findenden Cyclopiden. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. Tome XXIV. 2. S. 409—439.

— 1853. Dasselbe. Fortsetzung. Ebenda. Bd. XXVI. 1. S. 74—100.

Giesbrecht, W. 1895. Mitteilungen über Copepoden 6. Zur Morphologie der Maxillipiden. Mitteil. Zool. Station Neapel. Bd. XI. S. 83—106. 1895.

— 1913. Crustacea. In: Arnold Lang, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. IV. Arthropoda. 1. u. 2. Lfg. Jena 1913.

W. Giesbrecht u. O. Schmeil. 1898. Copepoda I. Gymnoplea. Das Tierreich; herausgeg. v. F. E. Schulze. 6. Lfg.

Graeter, Alb. 1903. Die Copepoden der Umgebung Basels. Revue Suisse de Zool. T. 11. S. 419—541. 1903.

Grobben, Carl. 1881. Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III. S. 243—282. 1881.

Haecker, Val. 1901. Über die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees (Fortpflanzungscyklus, Geschlechtssonderung, Geschlechtsverhältnis). Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. XII. S. 1—33. 1901.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

R. Hesse u. F. Doflein. 1910. Tierbau und Tierleben. I. Bd. R. Hesse, Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig u. Berlin 1910.

Hoek, P. P. C. 1877. Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryologie der freilebenden Copepoden. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. IV. S. 55—74. 1877/78.

Hörhammer, Clemens. 1910. Untersuchungen über das Verhalten niederer Crustaceen gegenüber Bakterien im Wasser. Arch. f. Hygiene. Bd.73. S. 183 ff. 1910.

Jmhof, O. E. 1888. Fauna der Süßwasserbecken. Zool. Anz. Bd. XI. S. 166 bis 179.

*Jurine, Louis. 1797. Sur le Monoculus quadricornis. Bull. scienc. soc. philomat. I. 1. S. 116. 1797.

*— 1798. Sur le Monoculus castor. Ebenda. II. S. 73.

— 1820. Histoire des Monocles, qui se trouvent aux environs de Genève. Genève et Paris 1820.

Kammerer, Paul. 1913. Pansymbiose. Die Naturwissenschaften. 1. Jahrg. S. 1222—1225. 1913.

Kessler, Erich. 1912. Über eine Abart von Canthocamptus staphylinus: Canthocamptus staphylinus var. Thallwitzi nov. var. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. VIII. S. 179—198. 1912/13.

— 1913. a. Dauereier von Heterocope saliens Lilljeborg. Zool. Anz. Bd. XLI. S. 546—548.

— 1913. b. Parastenocaris brevipes nov. gen. et nov. spec., ein neuer Süßwasser-Harpacticide. Zool. Anz. Bd. XLII. S. 514—520.

— 1913. c. Zur Kenntnis der Harpacticidengattung Parastenocaris mihi. Zool. Anz. Bd. XLIII. S. 250—254.

Klintz, J. H. 1908. Versuche über das geringe Regenerationsvermögen der Cyclopiden. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXV. S. 125—134. 1908.

Koch, C. L. 1835—41. Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden. 35. Heft. Regensburg 1835—41.

Krüger, Paul. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Harpacticiden nebst biologischen Beobachtungen. Arch. f. Zellforschung. Bd. VI. 1910/11.

Lantzsch, Kurt. 1914. Studien über das Nannoplankton des Zugersees und seine Beziehung zum Zooplankton. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. S. 631—692. 1914.

Leeuwenhoek, Antonius a. 1699 (1719). Continuatio arcanorum naturae. Opera omnia Tom. III. p. 135—145. Lugduni Batavorum MDCCXIX.

Lohmann, H. 1909. Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meere. Verhdl. d. deutsch. Zool. Ges. 19. Vers. S. 200—239. 1909.

Mac Bride, E. W. 1899. The Movements of Copepoda. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. 42. New Series. 1899.

Maupas, M. 1892. Sur le Belisarius Viguieri, un nouveau Copépode d'eau douce. Compt. Rendus. T. 115. S. 135. 1892.

Mrázek, Al. 1894. Beitrag zur Kenntnis des Harpacticidenfauna des Süßwassers. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. VII. S. 89—130. 1894.

Müller, Otho Fridericus. 1785 (1792). Entomostraca seu Insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit. Francfurti ad Moenum 1792. (Lipsiae et Havniae 1785.)

Neubaur, Rud. 1913. Über Beziehungen zwischen Cyclops fuscus (Jur.), Cyclops albidus (Jur.) und dem angenommenen Bastard Cyclops distinctus (Rich.). Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. XXXIV. S. 117—186. 1913.

Oberg, Max. 1906. Die Metamorphose der Planktoncopepoden der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuchungen, herausgeg. v. d. Komm. z. wiss. Untersuch. d. deutsch. Meere in Kiel u. d. biol. Anstalt i. Helgoland. Neue Folge. Bd. IX. S. 39—103. Abt. Kiel 1906.

Ostwald, Wolfgang. 1913. Über mechanische Schwarmbildung beim Plankton. Bibliotheca Zool. Bd. XXVI. Heft 67. Festschr. f. Carl Chun. S. 227—247. 1913.

Pesta, Otto. 1908. Copepodentypen. Betrachtungen über Körperbau und Lebensweise. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. CXVII. I. Abt. S. 561, 571. 1908.

Rathke, Heinrich. 1833. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. II. Teil. Leipzig 1833.

Rehberg, Herm. 1882. Weitere Bemerkungen über die freilebenden Süßwassercopepoden. Abh. Naturw. Ver. Bremen. Bd. VII. 1882.

— 1884. Beiträge zur Naturgeschichte niederer Crustaceen (Cyclopiden, Cypriden). Ebenda. Bd. IX. S. 1—18. 1884. (Auch als Diss. Jena.)

Schmeil, Otto. 1892—1898. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. 1892.

1892. I. Teil: Cyclopidae. Bibl. Zool. Bd. IV. Heft 11.
1893. II. Teil: Harpacticidae. Ebenda. Bd. V. Heft 15.
1896. III. Teil: Centropagidae. Ebenda. Bd. VIII. Heft 21.
1898. Nachtrag. Ebenda. Bd. VIII. Heft 21.

Wolf, Eugen. 1903. Dauereier und Ruhezustände bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. XXVII.

Woltereck, Rich. 1913. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursache der sogen. »Schwebe-Fortsätze« pelagischer Cladoceren. Bibl. Zool. Bd. XXVI. Heft 67. Festschr. f. Carl Chun. S. 475—550. 1913.

Zschokke, F. 1908. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Verhandl. Deutsch. Ges. 18. Vers. S. 21—77. 1908.

Bemerkungen zu den Abbildungen.

Die Zeichnungen sind unter gleichen Bedingungen angefertigt:

Alle Nauplien (Fig. 1—6, 8—12, 14—18) sind mit Leitz Obj. 8, Oc. I., 152 mm Tubuslänge,

alle Copepodide (Fig. 7, 13, 19) sind mit Leitz Obj. 5, Oc. III., 152 mm Tubuslänge

mit dem Zeichenapparat hergestellt.

Die Fig. 1—13 sind zur Reproduktion auf $^1/_3$, die Fig. 14—19 auf $^1/_2$ verkleinert.

Es stellen dar:

1. Fig. 1—6, Nauplien von *Diaptomus vulgaris*,
   Fig. 7, 1. Copepodid von *Diaptomus vulgaris;*
2. Fig. 8—11, Nauplien von *Cyclops strenuus*,
   Fig. 12, 1. Copepodid von *Cyclops strenuus;*
3. Fig. 13—18, Nauplien von *Canthocamptus staphylinus*,
   Fig. 19, 1. Copepodid von *Canthocamptus staphylinus.*

Die den Gliedmaßen angeschriebenen Bezeichnungen bedeuten:

at′ = 1. Antenne; *at″* = 2. Antenne; *md* = Mandibel; *mx′* = 1. Maxille; *mx″* = 2. Maxille; *mp* = Maxilliped; *plp′* = 1. Schwimmfuß; *plp″* = 2. Schwimmfuß; *plp‴* = 3. Schwimmfuß.

Lebenslauf.

Der Verfasser, Robert Walther Dietrich, ev.-luth. Konfession, wurde am 11. Juli 1888 als Sohn des Schuldirektors Robert Dietrich in Leipzig geboren. Nach der herkömmlichen Vorbildung auf Bürgerschule und Gymnasium (Thomasschule zu Leipzig) wurde er am 30. April 1908 an der Universität Leipzig immatrikuliert.

In der Hauptsache Biologe, suchte der Verfasser sich auch ein möglichst umfassendes Wissen in den exakten Naturwissenschaften und als ihrer Hilfswissenschaft in der Mathematik zu erwerben.

Außer Carl Chun † und Richard Woltereck, als deren Schüler der Verfasser jederzeit mit Stolz sich bekennen wird, glaubt er den Professoren des Coudres, Hantzsch, Herglotz, Pfeffer, Raoul Richter †, zur Strassen und Wundt den größten Dank für bestimmenden Einfluß auf sein wissenschaftliches Werden zu schulden.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.